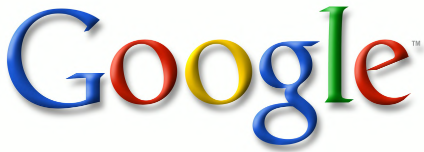








GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

ERSTER BAND

GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

VON

WILHELM WUNDT
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG

VIERTE UMGEARBEITETE AUFLAGE

ERSTER BAND

MIT 143 HOLZSCHNITTEN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1893.

Vorwort.

Das Werk, das ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe, versucht ein neues Gebiet der Wissenschaft abzugrenzen. Wohl bin ich mir bewusst, dass dieses Unternehmen vor allem dem Zweifel begegnen kann, ob jetzt schon die Zeit für dasselbe gekommen sei. Stehen doch theilweise sogar die anatomisch-physiologischen Grundlagen der hier bearbeiteten Disciplin durchaus nicht sicher, und vollends die experimentelle Behandlung psychologischer Fragen ist noch ganz und gar in ihren Anfängen begriffen. Aber die Orientirung über den Thatbestand einer im Entstehen begriffenen Wissenschaft ist ja bekanntlich das beste Mittel, die noch vorhandenen Lücken zu entdecken. Je unvollkommener in dieser Beziehung ein erster Versuch wie der gegenwärtige sein muss, um so mehr wird er zu seiner Verbesserung herausfordern. Außerdem ist gerade auf diesem Gebiete die Lösung mancher Probleme wesentlich an den Zusammenhang derselben mit andern, oft scheinbar entlegenen Thatsachen gebunden, so dass erst ein weiterer Ueberblick den richtigen Weg finden lässt.

In vielen Theilen dieses Werkes hat der Verfasser eigene Untersuchungen benutzt; in den übrigen hat er sich wenigstens ein eigenes Urtheil zu verschaffen gesucht. So stützt sich der im ersten Abschnitt gegebene Abriss der Gehirnanatomie auf eine aus vielfältiger Zergliederung menschlicher und thierischer Gehirne gewonnene Anschauung der Formverhältnisse. Für einen Theil des hierzu benutzten Materials sowie für manche Belehrung auf diesem schwierigen Gebiete bin ich dem

vormaligen Director des Heidelberger anatomischen Museums, Professor FR. ARNOLD, zu Dank verpflichtet. Die mikroskopische Erforschung des Gehirnbaus fordert freilich ihren eigenen Mann, und musste ich mich hier darauf beschränken, die Angaben der verschiedenen Autoren unter einander und mit den Resultaten der gröberen Gehirnanatomie zu vergleichen. Ich muss es den Sachverständigen überlassen zu entscheiden, ob das auf dieser Grundlage im vierten Capitel gezeichnete Bild der centralen Leitungsbahnen wenigstens in seinen Hauptzügen richtig ist. Dass im einzelnen noch mannigfache Ergänzungen und Berichtigungen desselben erforderlich sind, ist mir wohl bewusst. Doch dürfte eine gewisse Bürgschaft immerhin darin liegen, dass die functionellen Störungen, die der physiologische Versuch bei den Abtragungen und Durchschneidungen der verschiedenen Centraltheile ergibt, mit jenem anatomischen Bilde leicht in Einklang zu bringen sind, wie ich im fünften Capitel zu zeigen versuchte. Die meisten der hier dargestellten Erscheinungen hatte ich in eigenen Versuchen zu beobachten häufige Gelegenheit. Im sechsten Capitel sind die Resultate meiner »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren«, so weit sich dieselben auf die psychologisch wichtige Frage nach der Natur der in den Nervenelementen wirksamen Kräfte beziehen, zusammengefasst.

Der zweite und dritte Abschnitt behandeln ein Gebiet, das den Verfasser selbst vor langer Zeit zuerst zu psychologischen Studien führte. Als er im Jahre 1858 seine »Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung« auszuarbeiten begann, waren unter den deutschen Physiologen nativistische Ansichten noch in fast unbestrittener Geltung. Jene Schrift war wesentlich aus der Absicht entsprungen, die Unzulänglichkeit der bisherigen Hypothesen über die Entstehung der räumlichen Tast- und Gesichtsvorstellungen nachzuweisen und physiologische Grundlagen einer psychologischen Theorie aufzufinden. Seitdem haben die dort vertretenen Ansichten auch unter den Physiologen allgemeineren Eingang gefunden, meistens allerdings in einer Form, die vor einer strengen Kritik nicht Stand halten dürfte. Der Verfasser hofft, es möchte ihm in dem vorliegenden Werke gelungen sein, das Ungenügende des neueren physiologischen Empirismus ebenso wie die relative Berechtigung des Nativismus und die Nothwendigkeit, mit der beide Anschauungen auf eine tiefer

gehende psychologische Theorie hinweisen, darzuthun. Die Hypothese von den specifischen Sinnesenergien, die eigentlich einen Rest des älteren Nativismus darstellt, kann, wie ich glaube, trotz der bequemen Erklärung mancher Thatsachen, die sie zulässt, nicht mehr gehalten werden. Meine Kritik wird hier voraussichtlich noch auf manchen Widerspruch stoßen. Wer aber den ganzen Zusammenhang ins Auge fasst, wird sich der Triftigkeit der Einwände kaum entziehen.

Die Untersuchungen des vierten Abschnitts, namentlich die Versuche über den Eintritt und Verlauf der durch äußere Eindrücke erweckten Sinnesvorstellungen, haben den Verfasser seit vierzehn Jahren, freilich mit vielen durch andere Arbeiten und durch die Beschaffung der nothwendigen Apparate verursachten Unterbrechungen, beschäftigt. Die ersten Resultate sind schon im Jahre 1861 der Naturforscherversammlung in Speyer vorgetragen worden. Seitdem sind noch von anderer Seite mehrere beachtungswerthe Abhandlungen über den gleichen Gegenstand erschienen. An einer Verwerthung der gewonnenen Thatsachen für die Theorie des Bewusstseins und der Aufmerksamkeit hat es aber bis jetzt gefehlt. Möchte es mir gelungen sein, diesem wichtigen Zweige der physiologischen Psychologie wenigstens einen vorläufigen Abschluss gegeben zu haben.

Schließlich kann ich nicht umhin, den polemischen Ausführungen gegen HERBART hier die Bitte beizufügen, dass man nach denselben zugleich die Bedeutung bemessen möge, die ich den psychologischen Arbeiten dieses Philosophen beilege, dem ich nächst KANT in der Ausbildung eigener philosophischer Ansichten am meisten verdanke. Ebenso brauche ich mit Rücksicht auf die in einem der letzten Capitel enthaltene Bekämpfung von DARWIN's Theorie der Ausdrucksbewegungen kaum erst zu betonen, wie sehr auch das gegenwärtige Werk von den allgemeinen Anschauungen durchdrungen ist, welche durch DARWIN ein unverlierbarer Besitz der Naturforschung geworden sind.

Heidelberg, im März 1874.

Die vierte Auflage dieses Werkes hat in Folge der mannigfachen Fortschritte, die theils die experimentelle Psychologie selbst theils ihre anatomisch-physiologischen Hülfsgebiete in den letzten Jahren gemacht, größere Umgestaltungen erfahren, als die verhältnissmäßige Kürze der seit dem Erscheinen der dritten Auflage verflossenen Zeit erwarten ließ. Diese Umgestaltungen erstrecken sich, abgesehen von der Einleitung und dem Schluss, nahezu gleichmäßig über alle Theile des Werkes. Bei der Verbreitung, die erfreulicher Weise die Beschäftigung mit psychologischen Forschungen heute gewonnen hat, schien es mir jedoch nützlich, noch einen Schritt weiter zu gehen, als durch jene äußeren Bedingungen gefordert war, und dieser Auflage gegenüber den älteren auch dadurch einen einigermaßen veränderten Charakter zu geben, dass in ihr ausführlicher als früher die psychologischen Untersuchungsmethoden behandelt sind.

Als dieses Buch vor neunzehn Jahren zum ersten Mal in die Welt ging, war die experimentelle Psychologie noch in den meisten ihrer Capitel genöthigt bei den naturwissenschaftlichen Nachbargebieten ihre Anleihen zu machen. Das ist allmählich anders geworden, und in gleichem Maße hat sich in ihr eine eigenartige Methodik herausgebildet. Dieser veränderten Lage glaubte ich durch eine eingehendere Erörterung der principiellen methodologischen Probleme und durch eine genauere Beschreibung der wichtigsten technischen Hülfsmittel Rechnung tragen zu sollen. Die Verlagshandlung hat die Erreichung dieses Zwecks durch reichere Ausstattung des Werkes mit gut ausgeführten Holzschnitten in dankenswerther Weise gefördert. Ich hoffe, dass diese Erweiterung vor allem denen willkommen sein wird, die sich selbst mit psychologischen Untersuchungen beschäftigen. Aber auch den Vertretern anderer Gebiete mag es, wo sich ihre eigenen wissenschaftlichen Interessen mit denen der Psychologie berühren, vielleicht nicht unerwünscht sein, nicht nur

über die Resultate der psychologischen Arbeiten, sondern auch über die Art ihrer Gewinnung und den Grad ihrer Zuverlässigkeit, so weit möglich, sich ein eigenes Urtheil bilden zu können. Durch die Einrichtung des Drucks ist übrigens dafür Sorge getragen, dass, wer sich bei solchen methodologischen Fragen nicht aufhalten will, ohne wesentliche Störung des Zusammenhangs über sie hinweggehen kann.

Meinen Assistenten Dr. Kirschmann, Dr. Külpe und Dr. Meumann bin ich für mannigfache Unterstützung bei der Vorbereitung des Drucks verpflichtet. Herr Dr. Kirschmann hat die Zeichnungen zum ersten und zu einem Theil des zweiten, Herr Dr. Meumann eine Anzahl der Apparatenzeichnungen des zweiten Bandes angefertigt. Herr Dr. Külpe ist mir bei der Durchsicht der Druckbogen hülfreich gewesen.

Leipzig, im März 1893.

W. Wundt.

Inhalt des ersten Bandes.

Zweiter Abschnitt. Von den Empfindungen.

Druckfehler.

S. 37 Anm. 1 statt XIX, 6. 359 l. XIV, S. 359.

S. 224 Z. 18 v. u. statt des Lichts oder der Farbe l. des Lichts oder der **Töne**.

Einleitung.

1. Aufgabe der physiologischen Psychologie.

Das vorliegende Werk gibt durch seinen Titel schon zu erkennen, dass es den Versuch macht, zwei Wissenschaften in Verbindung zu bringen, die, obgleich ihre Gegenstände innig zusammenhängen, doch zumeist völlig abweichende Wege gewandelt sind. Physiologie und Psychologie theilen sich in die Betrachtung der allgemeinen und insonderheit der menschlichen Lebenserscheinungen. Die Physiologie erforscht unter diesen Erscheinungen vorzugsweise diejenigen, die sich durch unsere äußeren Sinne wahrnehmen lassen. Die Psychologie sucht über den Zusammenhang jener Vorgänge Rechenschaft zu geben, welche die innere Wahrnehmung darbietet. Zwischen diesen Gebieten des äußeren und des inneren Lebens gibt es aber zahlreiche Berührungspunkte; denn die innere Erfahrung wird fortwährend durch äußere Einwirkungen beeinflusst, und unsere inneren Zustände greifen in den Ablauf des äußeren Geschehens vielfach bestimmend ein. So eröffnet sich ein Kreis von Lebensvorgängen, die der äußeren und inneren Wahrnehmung gleichzeitig zugänglich sind, ein Grenzgebiet, das man, so lange überhaupt Physiologie und Psychologie von einander getrennt sind, zweckmäßig einer besonderen Disciplin, die zwischen ihnen steht, zuweisen wird. Aus solchem Grenzgebiet eröffnen sich aber von selbst Ausblicke nach dies- und jenseits. Eine Wissenschaft, welche die Berührungspunkte des inneren und äußeren Lebens zu ihrem Objecte hat, wird veranlasst sein, mit den hier gewonnenen Anschauungen so weit als möglich den ganzen Umfang der beiden Gebiete, zwischen denen sie als Vermittlerin steht, zu vergleichen, und alle ihre Untersuchungen werden endlich in der Frage gipfeln, wie äußeres und inneres Dasein in ihrem letzten Grunde mit einander zusammenhängen. Die Physiologie und Psychologie können jede für sich von dieser Frage leicht Umgang nehmen. Die physiologische Psychologie kann ihr nicht aus dem Wege gehen.

Somit weisen wir unserer Wissenschaft die Aufgabe zu: erstlich diejenigen Lebensvorgänge zu erforschen, welche, zwischen äußerer und innerer Erfahrung in der Mitte stehend, die gleichzeitige Anwendung beider Beobachtungsmethoden, der äußeren und der inneren, erforderlich machen, und zweitens von den bei der Untersuchung dieser Vorgänge gewonnenen Gesichtspunkten aus die Gesammtheit der Lebenserscheinungen zu beleuchten und auf solche Weise wo möglich eine Totalauffassung des menschlichen Seins zu vermitteln.

Diese Aufgabe bedarf aber in einer Beziehung noch der schärferen Begrenzung. Indem nämlich die physiologische Psychologie die Wege zwischen innerem und äußerem Leben durchmisst, schlägt sie zunächst solche ein, die von außen nach innen führen. Mit den physiologischen Vorgängen beginnt sie und sucht nachzuweisen, wie diese das Gebiet der inneren Beobachtung beeinflussen; erst in zweiter Linie stehen ihr die Rückwirkungen, welche das äußere durch das innere Sein empfängt. So sind denn auch die Ausblicke, die sie nach den beiden Grundwissenschaften, zwischen denen sie sich eingeschoben hat, wirft, vorzugsweise nach der einen, der psychologischen Seite gerichtet. Der Name physiologische Psychologie deutet dies an, indem er als den eigentlichen Gegenstand unserer Wissenschaft die Psychologie bezeichnet und den physiologischen Standpunkt nur als nähere Bestimmung hinzufügt. Der Grund dieses Verhältnisses liegt hauptsächlich darin, dass alle jene Probleme, die sich auf die Wechselbeziehungen des inneren und äußeren Lebens erstrecken, bisher zumeist einen Bestandtheil der Psychologie gebildet haben, während die Physiologie Gegenstände, bei deren Untersuchung der Speculation eine wesentliche Rolle zufiel, gern aus dem Bereiche ihrer Untersuchungen ausschloss. Doch haben in neuerer Zeit gleichzeitig die Psychologen begonnen sich mit der physiologischen Erfahrung vertrauter zu machen, und die Physiologen die Nöthigung empfunden, über gewisse Grenzfragen, auf die sie gestoßen, sich bei der Psychologie Raths zu erholen. Die so aus ähnlichen Bedürfnissen entstandene Begegnung hat der physiologischen Psychologie den Ursprung gegeben. Die Probleme dieser Wissenschaft, so nahe sie auch die Physiologie berühren, ja vielfach auf das eigenste Gebiet derselben übergreifen, haben großentheils bisher zur Domäne der Psychologie gehört, das Rüstzeug aber, das sie zur Bewältigung dieser Probleme herbeibringt, ist gleichmäßig beiden Mutterwissenschaften entlehnt. Die psychologische Selbstbeobachtung geht Hand in Hand mit den Methoden der Experimentalphysiologie, und aus der Anwendung dieser auf jene haben sich selbständige experimentelle Methoden der psychologischen Forschung entwickelt. Will man auf die Eigenthümlichkeit der Methode das Hauptge-

wicht legen, so lässt daher unsere Wissenschaft als experimentelle Psychologie von der älteren, auf die bloße innere Wahrnehmung gegründeten Seelenlehre sich unterscheiden.

Ihrer Aufgabe gemäß nimmt die Psychologie zwischen den Natur- und Geisteswissenschaften eine mittlere Stellung ein. Den ersteren ist sie deshalb verwandt, weil für das innere und äußere Geschehen insoweit übereinstimmende Untersuchungs- und Erklärungsprincipien zur Anwendung kommen, als dies der Begriff des Geschehens überhaupt mit sich bringt. Für die Geisteswissenschaften bildet sie die grundlegende Lehre. Denn jede Aeußerung des menschlichen Geistes hat ihre letzte Ursache in Elementarerscheinungen der inneren Erfahrung. Geschichte, Rechts- und Staatslehre, Kunst- und Religionsphilosophie führen daher zurück auf psychologische Erklärungsgründe. Die physiologische Psychologie aber steht, da sie die Beziehungen des äußeren und inneren Geschehens vorzugsweise zu untersuchen hat, mit ihrer einen Hälfte selbst noch innerhalb der Naturwissenschaften, von denen aus sie die nächste Vermittlerin zu den Geisteswissenschaften bilden muss.

Unter den Naturwissenschaften unterscheidet man zumeist die beschreibenden und die erklärenden oder die Zweige der Naturgeschichte und der Naturlehre von einander. Beide Gebiete lassen eine bleibende Trennung nicht zu. Denn die Beschreibung gewinnt erst dann ihren wissenschaftlichen Werth, wenn ihr erklärende Principien zu Grunde liegen, wogegen sie selbst und die auf sie gegründeten Eintheilungen der Erklärung den Weg bahnen. Je weniger ausgebildet aber eine Wissenschaft ist, um so leichter werden die aus der Beschreibung der Thatsachen hervorgegangenen Classificationsversuche für causale Erklärungen angesehen. So bewegen sich denn auch die meisten Bearbeitungen der empirischen Psychologie vorzugsweise innerhalb der Grenzen einer Naturgeschichte der Seele, die ihre Aufgabe darin sieht, die einzelnen complexen Thatsachen gewissen zumeist schon in der Sprache fixirten Allgemeinbegriffen, wie Gefühl, Wille, Vorstellung, oder selbst umfassenden Zweckbegriffen, wie Gedächtniss, Verstand, Vernunft u. s. w. unterzuordnen. Dagegen ist das Streben der physiologischen Psychologie ganz und gar auf die Nachweisung der psychischen Elementarphänomene und ihrer ursächlichen Beziehungen und Verbindungen gerichtet. Sie sucht diese zu finden, indem sie zunächst von den physiologischen Vorgängen ausgeht, mit denen sie im Zusammenhang stehen. So nimmt unsere Wissenschaft nicht sogleich inmitten des Schauplatzes der inneren Beobachtung ihren Standpunkt, sondern sie sucht von außen in denselben einzudringen. Hierdurch wird es ihr gerade möglich, das wirksamste Hülfs-

mittel der erklärenden Naturforschung, die experimentelle Methode, zu Rathe zu ziehen. Denn das Wesen des Experimentes besteht in der willkürlichen und, sobald es sich um die Gewinnung gesetzlicher Beziehungen zwischen den Ursachen und ihren Wirkungen handelt, in der quantitativ bestimmbaren Veränderung der Bedingungen des Geschehens. Nun können aber, wenigstens mit einiger Sicherheit, nur die äußeren, physischen Bedingungen der inneren Vorgänge willkürlich verändert werden. Nichtsdestoweniger würde man Unrecht thun, wollte man auf diesen Grund hin die Möglichkeit einer Experimentalpsychologie bestreiten; denn es ist zwar richtig, dass es nur psychophysische, keine rein psychologischen Experimente gibt, falls man nämlich unter den letzteren solche versteht, die von den äußeren Bedingungen des inneren Geschehens ganz absehen. Aber die Veränderung, die durch Variation einer Bedingung gesetzt wird, ist überall nicht bloß von der Natur der Bedingung, sondern auch von der des Bedingten abhängig. Die Veränderungen im inneren Geschehen, die man durch den Wechsel der äußeren Einflüsse, von denen es abhängt, herbeiführt, werden also ebendamit auch über das innere Geschehen selbst Aufschlüsse enthalten. In diesem Sinne ist jedes psychophysische zugleich ein psychologisches Experiment zu nennen.

Der entscheidende Werth dieses Hülfsmittels liegt darin, dass es eine Selbstbeobachtung im wissenschaftlichen Sinne des Wortes überhaupt erst möglich macht. Denn eine solche setzt voraus, dass der Gegenstand der Beobachtung, in diesem Falle also der psychische Vorgang, um dessen Untersuchung es sich handelt, durch die Aufmerksamkeit fixirt und in seinen etwaigen Veränderungen verfolgt werden könne. Eine derartige Fixirung durch die Aufmerksamkeit verlangt aber ihrerseits wieder die Unabhängigkeit des beobachteten Gegenstandes von dem Beobachter. Dass die letztere bei dem Versuch einer unmittelbaren, ohne experimentelle Hülfsmittel vorgenommenen Selbstbeobachtung nicht besteht, ist einleuchtend. Das Streben sich selbst zu beobachten bringt hier unvermeidlich Veränderungen im inneren Geschehen hervor, die ohne dieses Streben nicht eintreten würden, und in deren Folge in der Regel gerade das, was man beobachten will, aus dem Bewusstsein verschwindet. Indem nun das psychologische Experiment äußere Bedingungen herstellt, welche dahin abzielen, in einem gegebenen Augenblick ein bestimmtes psychisches Geschehen herbeizuführen, und indem es zudem die sonstigen Umstände so zu beherrschen gestattet, dass auch der dieses Geschehen begleitende Zustand des Bewusstseins annähernd der nämliche ist, liegt die Hauptbedeutung der experimentellen Methode hier nicht bloß darin, dass sie, ähnlich wie auf physischem Gebiete, die Bedingungen der Beobachtung

willkürlich variirbar macht, sondern wesentlich noch darin, dass durch sie eine exacte Beobachtung zu Stande kommt, deren Ergebnisse dann auch für solche seelische Erscheinungen, die ihrer Natur nach eine directe experimentelle Beeinflussung nicht gestatten, fruchtbar sind. Glücklicherweise fügt es sich jedoch, dass gerade da, wo die experimentelle Methode versagt, andere Hülfsmittel von objectivem Werthe der Psychologie ihre Dienste zur Verfügung stellen. Diese Hülfsmittel bestehen in jenen Erzeugnissen des geistigen Gesammtlebens, in denen sich bestimmte psychologische Gesetze verkörpert haben. Zu ihnen gehören vornehmlich Sprache, Mythus und Sitte. Indem sie nicht nur von geschichtlichen Bedingungen, sondern auch von allgemeinen psychologischen Gesetzen bestimmt sind, bilden die auf die letzteren zurückzuführenden Erscheinungen den Gegenstand einer besonderen psychologischen Disciplin, der Völkerpsychologie, deren Ergebnisse aber zugleich für die allgemeine Psychologie der zusammengesetzten seelischen Vorgänge das hauptsächlichste Hülfsmittel abgeben. Auf diese Weise bilden die experimentelle Psychologie und die Völkerpsychologie die beiden Hauptzweige der wissenschaftlichen Psychologie. An sie schließen als ergänzende Gebiete die Thierpsychologie und die Psychologie des Kindes sich an, die zusammen mit der Völkerpsychologie die Aufgaben einer psychologischen Entwicklungsgeschichte zu lösen suchen. Auch auf diesen letzteren Gebieten wird man, so weit wie immer möglich, experimentelle Einwirkungen zu Hülfe nehmen, um mittelst ihrer die Ergebnisse der Beobachtung zu prüfen und zu ergänzen. Doch entbehrt hier das Experiment, da seine Wirkungen nur der objectiven Beobachtung zugänglich sind, der besonderen Bedeutung, die es in der experimentellen Psychologie als Hülfsmittel der Selbstbeobachtung besitzt.

Immerhin kann man wegen der Rolle, die auch in ihnen der experimentellen Methode zukommt, die Thierpsychologie und die Psychologie des Kindes im weiteren Sinne des Wortes der experimentellen Psychologie zuzählen. Die experimentelle Psychologie im engeren Sinne und die Psychologie des Kindes lassen sich dann als Individualpsychologie zusammenfassen, während die Völker- und die Thierpsychologie die beiden Theile einer generellen oder vergleichenden Psychologie bilden. Doch sind diese Unterscheidungen hier von geringerer Bedeutung als die analogen auf physiologischem Gebiete, da die Völkerpsychologie auch der Individualpsychologie überall da als Haupthülfsmittel dienen muss, wo die Untersuchung der zusammengesetzteren geistigen Vorgänge in Frage kommt, wogegen die Thierpsychologie und die Psychologie des Kindes vermöge der spärlichen Aufschlüsse, die sie für das Verständniss des seelischen Lebens überhaupt gewähren, von ungleich geringerer Bedeutung

sind, als die entsprechenden physiologischen Disciplinen der menschlichen und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte.

Ein besonderer Theil der experimentellen Psychologie ist die Psychophysik. Als eine exacte Wissenschaft von den Beziehungen zwischen Leib und Seele sucht sie theils die Gesetze festzustellen, denen die Sinnesempfindungen in ihrem Verhältnisse zu den ihnen entsprechenden äußeren Sinnesreizen unterworfen sind, theils sonstige Wechselbeziehungen zwischen physischem und psychischem Leben auf experimentellem Wege zu erforschen.

Neben den erwähnten Gebieten der wissenschaftlichen Psychologie spielt noch in der Gegenwart unter dem Namen der empirischen Psychologie eine auf die bloße innere Wahrnehmung oder auf vermeintliche Selbstbeobachtungen gegründete Darstellung der Seelenlehre eine gewisse Rolle. Nun muss natürlich jede Behandlung der Psychologie, die heute noch Anspruch auf Beachtung erheben will, eine empirische sein; denn es ist schlechterdings nicht einzusehen, woher anders Aufschlüsse über das seelische Leben zu entnehmen sein sollten, als aus der Erfahrung. Doch die empirische Behandlung einer Wissenschaft ist verpflichtet, alle die Hülfsmittel der Erfahrung zu Rathe zu ziehen, die ihr der jeweilige Zustand der wissenschaftlichen Methodik an die Hand gibt. Eine empirische Physik, welche sich heute noch darauf beschränken wollte, die Naturerscheinungen unmittelbar so zu beobachten, wie sie ohne alle Hülfsmittel den Sinnen sich darbieten, würde nicht mehr den Namen einer Wissenschaft verdienen. In das nämliche Stadium ist aber die Psychologie getreten, mag sie auch noch so weit in der Lösung ihrer Aufgaben hinter den exacten Naturwissenschaften zurückstehen. Es gibt darum heute nur noch eine empirische Psychologie von wissenschaftlichem Charakter: das ist diejenige, die nach den objectiven Hülfsmitteln, die sie anwendet, in die experimentelle Psychologie und die Völkerpsychologie zerfällt. Die Psychologie der bloßen Selbstbeobachtung dagegen ist ein Ueberlebniss vergangener Zeiten.

Kant hat dereinst die Psychologie für unfähig erklärt, jemals zum Range einer exacten Naturwissenschaft sich zu erheben[1]. Die Gründe, die er dabei anführt, sind seither öfter wiederholt worden[2]. Erstens, meint Kant, könne die Psychologie nicht exacte Wissenschaft werden, weil Mathematik auf die Phänomene des inneren Sinnes nicht anwendbar sei, indem die reine innere

1) Kant, Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft, Sämmtliche Werke, Ausg. von Rosenkranz, V, S. 310.

2) Vergl. besonders E. Zeller, Abh. der Berliner Akad. 1881, Phil.-hist. Cl. Abh. III, Sitzungsber. derselben 1882 S. 295 ff., und hiezu meine Bemerkungen, Philosoph. Studien, I, S. 250, 463 ff.

Anschauung, in welcher die Seelenerscheinungen construirt werden sollen, die Zeit, nur Eine Dimension habe. Zweitens aber könne sie nicht einmal Experimentalwissenschaft werden, weil sich in ihr das Mannigfaltige der inneren Beobachtung nicht nach Willkür verändern, noch weniger ein anderes denkendes Subject sich unsern Versuchen, der Absicht angemessen, unterwerfen lasse, auch die Beobachtung an sich schon den Zustand des beobachteten Gegenstandes alterire. Der erste dieser Einwände ist irrthümlich, der zweite wenigstens einseitig. Es ist nämlich nicht richtig, dass das innere Geschehen nur Eine Dimension, die Zeit, hat. Wäre dies der Fall, so würde allerdings von einer mathematischen Darstellung desselben nicht die Rede sein können, weil eine solche immer mindestens zwei Veränderliche, die dem Größenbegriff subsumirbar sind, verlangt. Nun sind aber unsere Empfindungen, Vorstellungen, Gefühle intensive Größen, welche sich in der Zeit aneinander reihen. Das innere Geschehen hat also jedenfalls zwei Dimensionen, womit die allgemeine Möglichkeit dasselbe in mathematischer Form darzustellen gegeben ist. Ohne dies wäre auch das Unternehmen Herbart's, Mathematik auf Psychologie anzuwenden, von vorn herein kaum denkbar, ein Unternehmen, welchem daher, was man über seinen sonstigen Inhalt urtheilen möge, das Verdienst nicht bestritten werden kann, dass es die Möglichkeit einer Anwendung mathematischer Betrachtungen in diesem Gebiete deutlich in's Licht gesetzt hat[1]. Was Kant für seinen zweiten Einwand, dass sich nämlich die innere Erfahrung einer experimentellen Erforschung entziehe, beibringt, ist dem rein innerlichen Verlauf der Vorstellungen entnommen, für den sich in der That die Triftigkeit desselben nicht bestreiten lässt. Unsere Vorstellungen sind zunächst unbestimmte Größen, die einer exacten Betrachtung erst zugänglich werden, wenn sie auf bestimmte Maßeinheiten zurückgeführt sind, die sich zu anderen gegebenen Größen in feste causale Beziehungen bringen lassen. Als ein Hülfsmittel, solche Maßeinheiten und Beziehungen zu finden, erweist sich aber gerade die willkürliche experimentelle Beeinflussung des Bewusstseins durch äußere Einwirkungen. Diese Beeinflussung gewährt den Vortheil, dass sie es möglich macht, die psychischen Vorgänge willkürlich bestimmten Bedingungen zu unterwerfen, die sich entweder constant erhalten oder in genau zu beherrschender Weise variiren lassen. Wenn man daher gegen die experimentelle Psychologie eingewandt hat, sie wolle die Selbstbeobachtung verdrängen, ohne welche doch keine Psychologie möglich sei, so beruht dieser Vorwurf auf einem Irrthum. Die experimentelle Methode will nur jene vermeintliche Selbstbeobachtung beseitigen, die unmittelbar und ohne weitere Hülfsmittel zu einer exacten Feststellung psychischer Thatsachen glaubt gelangen zu können und dabei unvermeidlich den größten Selbsttäuschungen unterworfen ist. Im Unterschiede von einer solchen bloß auf ungenaue innere Wahrnehmungen sich stützenden subjectiven Methode will vielmehr das experimentelle Verfahren eine wirkliche Selbstbeobachtung ermöglichen, indem es das Bewusstsein unter genau controlirbare objective Bedingungen bringt. Uebrigens muss auch hier schließlich der Erfolg über den Werth der Methode entscheiden. Dass die subjective Methode keinen Erfolg aufzuweisen hat, ist gewiss, denn es gibt kaum eine thatsächliche Frage, über die nicht die Meinungen ihrer Vertreter weit aus-

---

1) Herbart, Psychologie als Wissenschaft neu gegründet auf Erfahrung, Metaphysik und Mathematik. Ges. Werke, herausgeg. von Hartenstein, Bd. V u. VI.

einandergehen. Ob und inwieweit sich die experimentelle Methode besserer Resultate erfreut, wird der Leser am Schlusse dieses Werkes beurtheilen können, wobei aber zugleich billiger Weise in Betracht gezogen werden muss, dass ihre Anwendung in der Psychologie erst wenige Jahrzehnte alt ist[1].

Wir haben in der obigen Aufzählung der psychologischen Disciplinen mit Vorbedacht der sogenannten rationalen Psychologie keine Stelle angewiesen. Der Name derselben, der von Christian Wolff in die Wissenschaft eingeführt wurde, soll eine unabhängig von der Erfahrung, rein aus metaphysischen Begriffen zu gewinnende Erkenntniss des seelischen Lebens bezeichnen. Der Erfolg hat gezeigt, dass eine solche metaphysische Behandlung der Psychologie nur durch fortwährende Erschleichungen aus der Erfahrung ihr Dasein zu fristen vermag. Wolff selbst sah sich schon veranlasst, seiner rationalen eine empirische Psychologie an die Seite zu stellen, wobei freilich die erste ungefähr ebenso viel Erfahrung enthält wie die zweite, und diese ebenso viel Metaphysik wie die erste. Die ganze Unterscheidung beruht auf einer völligen Verkennung der wissenschaftlichen Stellung der Psychologie nicht nur, sondern auch der Philosophie. In Wahrheit ist die Psychologie ebenso gut eine Erfahrungswissenschaft wie die Physik oder Chemie; die Aufgabe der Philosophie aber kann es niemals sein, an die Stelle der Einzelwissenschaften zu treten, sondern sie hat überall erst die gesicherten Ergebnisse der letzteren zu ihrer Grundlage zu nehmen. So verhalten sich denn auch die Bearbeitungen der rationalen Psychologie zu dem wirklichen Fortschritt unserer Wissenschaft ungefähr ebenso wie die Naturphilosophie eines Schelling oder Hegel zur Entwicklung der neueren Naturwissenschaft[2].

Diejenigen Bearbeitungen der Psychologie, die heute noch unter dem Titel einer empirischen umgehen, dabei aber sich grundsätzlich auf die angeblich reine Selbstbeobachtung beschränken, pflegen in der Regel eigenthümliche Mischproducte aus rationaler und empirischer Psychologie zu sein, sei es nun dass sich der rationale Theil auf einige metaphysische Erörterungen über das Wesen der Seele beschränkt, sei es dass gewisse Hypothesen metaphysischen Ursprungs für Ergebnisse der Selbstbeobachtung ausgegeben werden, wie in den meisten derartigen Darstellungen aus der Herbart'schen Schule. Mit Recht ist bemerkt worden, dass man auf die Nachweisung auch nur einer unzweifelhaften Thatsache von Seiten dieser ganzen auf angebliche Selbstbeobachtung gegründeten Psychologie vergeblich einen Preis setzen würde[3]. Trotzdem ist die Zuversicht unglaublich, mit der noch immer die Compendien der Herbart-schen Schule das Gedächtniss der Schüler, für die sie bestimmt sind, mit einem Gewebe völlig imaginärer Processe belasten. Selbstverständlich kann auch die experimentelle Psychologie nicht auf jede einzelne Frage experimentelle Methoden anwenden, aber es gibt doch heute schon schwerlich irgend ein Grundproblem, für das solches nicht der Fall wäre, und durch dessen Bearbeitung nun nicht auch für die dem Experiment direct unzugänglichen complicirteren Einzelfragen

---

1) Ueber die methodische Frage überhaupt vergl. meine Logik, II S. 482 ff., ferner den Aufsatz über die Aufgaben der experimentellen Psychologie in meinen Essays, Leipzig 1885. S. 127 ff., Selbstbeobachtung und innere Wahrnehmung, Philos. Stud. IV, S. 292 ff., Ueber Ziele und Wege der Völkerpsychologie, ebend. IV, S. 1 ff.

2) Vergl. hierzu den Aufsatz: Philosophie und Wissenschaft in meinen Essays, S. 1 ff., und: Ueber die Eintheilung der Wissenschaften, Philos. Stud. V, S. 1 ff.

3) F. A. Lange, Geschichte des Materialismus. 2. Aufl. II. S 383.

leitende Gesichtspunkte sich ergeben, die der inneren Wahrnehmung zur Richtschnur dienen können. Zudem liegt der Schwerpunkt der experimentellen Methode eben darin, dass sie erst eine zuverlässige Selbstbeobachtung möglich macht, dass sie daher das psychologische Auffassungsvermögen auch für solche Vorgänge schärft, die direct keiner äußeren Beeinflussung zugänglich sind. In dem Maße als sich die heutige Forschung dieser allgemeineren Bedeutung der experimentellen Methode bewusst geworden ist, hat sich daher auch der Begriff der experimentellen Psychologie über seine ursprünglichen Grenzen hinaus erweitert, indem wir nunmehr unter ihr nicht mehr bloß die direct dem Experiment zugänglichen Theile der Psychologie, sondern die gesammte Psychologie verstehen, insofern sie von der experimentellen Methode, da wo sie anwendbar ist direct, überall sonst aber indirect, durch die Anwendung der dort gewonnenen allgemeinen Ergebnisse und durch die Schärfung der inneren Wahrnehmung, Gebrauch macht. Gegenüber diesen Zielen der heutigen experimentell-psychologischen Forschung ist auch allein der Ausdruck »experimentelle Psychologie« der zutreffende, der Name der »physiologischen Psychologie« aber, der, wie oben angedeutet, in den besonderen geschichtlichen Vorbedingungen unserer Wissenschaft seinen Ursprung hat, ist ein einseitiger. Wenn ich denselben trotzdem auch jetzt noch für den Titel dieses Werkes beibehalten habe, so geschah dies, weil dasselbe mit Rücksicht auf die heute noch obwaltenden Verhältnisse theils ein engeres, theils aber auch ein weiteres Ziel sich steckt, als es einer eigentlichen experimentellen Psychologie zukommen würde. Ein engeres, indem die mit physiologischen Hülfsmitteln auszuführenden Untersuchungen eingehender als die übrigen berücksichtigt sind, ein weiteres, indem es die wichtigsten physiologischen Grundlagen des Seelenlebens erörtert.

Nur ein Missbrauch kann es, wie ich glaube, genannt werden, wenn in neuerer Zeit, zuerst in Frankreich, dann aber auch zuweilen in Deutschland, die Hypnotisirung und die mit ihr verbundene Suggestion als das einzige und wahre psychologische Experiment betrachtet, und wenn daher von dieser Seite die Begriffe Hypnotismus und experimentelle Psychologie im wesentlichen für identisch gehalten werden. Wenn man jede Einwirkung auf das Bewusstsein, die eine Veränderung desselben hervorbringt, ein psychologisches Experiment nennt, so ist natürlich in diesem weiteren Sinne auch das Hypnotisiren und das Suggeriren von Vorstellungen hierher zu rechnen, ähnlich wie die Herbeiführung einer Morphiumnarkose oder eine absichtliche Beeinflussung Träumender dazu gehört. Aber insofern der Hauptwerth des psychologischen Experimentes darin besteht, dass es eine exacte Selbstbeobachtung möglich macht, sind alle jene Beeinflussungen keine wahren psychologischen Experimente zu nennen; denn der Zustand des Hypnotisirten schließt, ebenso wie der des Schlafenden und Träumenden, im allgemeinen eine Selbstbeobachtung aus. Dem entspricht es denn auch, dass die Pflege des Hypnotismus bis jetzt für die wissenschaftliche Psychologie keinen nennenswerthen Ertrag gehabt, wohl aber dieselbe mit einer Menge abenteuerlicher und abergläubischer Hypothesen bereichert hat[1]).

---

1) Vergl. Hypnotismus und Suggestion. Phil. Stud. VIII. S. 1 und bes. S. 62 ff. Ueber den Hypnotismus im allgemeinen vergl. unten Cap. XIX.

2. Psychologische Vorbegriffe.

Der menschliche Geist vermag es nicht, Erfahrungen zu sammeln, ohne sie gleichzeitig mit seiner Speculation zu verweben. Das erste Resultat solchen natürlichen Nachdenkens ist das Begriffssystem der Sprache. In allen Gebieten menschlicher Erfahrung gibt es daher gewisse Begriffe, welche die Wissenschaft, ehe sie an ihr Geschäft geht, bereits vorfindet, als Ergebnisse jener ursprünglichen Reflexion, die in den Begriffssymbolen der Sprache ihre bleibenden Niederschläge zurückließ. So sind Wärme und Licht Begriffe aus dem Gebiete der äußeren Erfahrung, die unmittelbar aus der sinnlichen Empfindung hervorgingen. Die heutige Physik ordnet beide dem allgemeinen Begriff der Bewegung unter. Aber es wäre nicht möglich gewesen, dieses Ziel zu erreichen, ohne dass man die Begriffe des gemeinen Bewusstseins vorläufig angenommen und mit ihrer Untersuchung begonnen hätte. Nicht anders sind Seele, Geist, Vernunft, Verstand etc. Begriffe, welche vor jeder wissenschaftlichen Psychologie existirten. In der Thatsache, dass das natürliche Bewusstsein überall die innere Erfahrung als eine gesonderte Erkenntnissquelle darstellt, kann daher die Psychologie einstweilen ein hinreichendes Zeugniss ihrer Berechtigung als Wissenschaft erblicken. und indem sie dies thut, adoptirt sie zugleich den Begriff Seele, um eben damit das ganze Gebiet der innern Erfahrung zu umgrenzen. Seele heißt uns demnach das Subject, dem wir alle einzelnen Thatsachen der innern Beobachtung als Prädicate beilegen. Jenes Subject selbst ist überhaupt nur durch seine Prädicate bestimmt, die Beziehung der letzteren auf eine gemeinsame Grundlage soll nichts weiter als ihren gegenseitigen Zusammenhang ausdrücken. Hiermit scheiden wir sogleich eine Bedeutung aus, die das natürliche Sprachbewusstsein immer mit dem Begriff Seele verbindet. Ihm ist die Seele nicht bloß ein Subject im logischen Sinne, sondern eine Substanz, ein reales Wesen, als dessen Aeußerungen oder Handlungen die sogenannten Seelenthätigkeiten aufgefasst werden. Hierin liegt aber eine metaphysische Voraussetzung, zu der die Psychologie möglicher Weise am Schlusse ihrer Arbeit geführt werden kann, die sie jedoch unmöglich schon vor dem Eintritt in dieselbe ungeprüft annehmen darf. Auch gilt von dieser Annahme nicht, was von der Unterscheidung der innern Erfahrung überhaupt gesagt wurde, dass sie nämlich nothwendig sei, um die Untersuchung in Fluss zu bringen. Die Symbole, welche die Sprache zur Bezeichnung gewisser Gruppen von Erfahrungen geschaffen hat, tragen noch heute die Kennzeichen an sich, dass sie ursprünglich nicht bloß im allgemeinen abgesonderte Wesen, Substanzen, sondern dass sie selbst persönliche Wesen bedeutet haben.

Die unvertilgbarste Spur solcher Personification der Substanzen ist in dem Genus zurückgeblieben. Der Verstand hat diese phantasievolle Beziehung der Begriffssymbole allmählich abgeschliffen. Theils hat die Personification der Substanzen, theils sogar die Substantialisirung der Begriffe ein Ende genommen. Aber wer wollte deshalb auf den Gebrauch der Begriffe selber und auf ihre Bezeichnung Verzicht leisten? Wir reden von Ehre, Tugend, Vernunft, ohne irgend einen dieser Begriffe in eine Substanz übersetzt zu denken. Aus metaphysischen Substanzen sind sie zu logischen Subjecten geworden. So betrachten wir denn auch die Seele vorläufig lediglich als logisches Subject der innern Erfahrung, eine Auffassung, die das unmittelbare Resultat der von der Sprache geübten Begriffsbildung ist, gereinigt jedoch von jenen Zusätzen einer unreifen Metaphysik, welche überall das natürliche Bewusstsein in die von ihm geschaffenen Begriffe hineinträgt.

Ein ähnliches Verfahren wird in Bezug auf diejenigen Begriffe befolgt werden müssen, die wir theils für besondere Beziehungen der inneren Erfahrung, theils für einzelne Gebiete derselben vorfinden. So stellt die Sprache zunächst der Seele den Geist gegenüber. Beide sind Wechselbegriffe für eins und dasselbe, denen im Gebiet der äußeren Erfahrung Leib und Körper entsprechen. Körper ist jeder Gegenstand der äußeren Erfahrung, wie er sich unmittelbar unsern Sinnen darbietet, ohne Beziehung auf ein ihm zukommendes inneres Sein; Leib ist der Körper, wenn er mit dieser Beziehung auf ein inneres Sein gedacht wird. Aehnlich heißt Geist das innere Sein, wenn dabei keinerlei Zusammenhang mit einem äußeren Sein in Rücksicht fällt, wogegen bei der Seele, namentlich wenn sie dem Geiste gegenübergestellt wird, gerade die Verbindung mit einer leiblichen, der äußeren Erfahrung gegebenen Existenz vorausgesetzt ist.

Während Seele und Geist das Ganze der inneren Erfahrung umfassen, werden durch die sogenannten Seelenvermögen die einzelnen Gebiete der letzteren bezeichnet, wie sie in der Selbstbeobachtung unmittelbar von einander sich abgrenzen. In den Begriffen Sinnlichkeit, Gefühl, Verstand, Vernunft u. s. w. trägt uns also die Sprache eine Classification der unserer inneren Wahrnehmung gegebenen Vorgänge entgegen, die wir, an diese Ausdrücke gebunden, im Ganzen kaum antasten können. Wohl aber ist die genaue Definition dieser Begriffe und ihre Einfügung in eine systematische Ordnung durchaus Sache der Wissenschaft. Wahrscheinlich haben die Seelenvermögen ursprünglich nicht bloß verschiedene Theile des inneren Erfahrungsgebietes, sondern ebenso viele verschiedene Wesen bezeichnet, über deren Verhältniss zu jenem Gesammtwesen, das man Seele oder Geist nannte, sich wohl keine bestimmte Vorstellung bildete. Aber die

Substantialisirung dieser Begriffe liegt so weit zurück in den Fernen mythologischer Naturanschauung, dass es einer Warnung vor der voreiligen Aufstellung metaphysischer Substanzen hier nicht erst bedarf. Trotzdem hat eine Nachwirkung der mythologischen Auffassung bis in die neuere Wissenschaft sich vererbt. Sie besteht darin, dass den genannten Begriffen noch eine Spur des mythologischen Kraftbegriffs anhaftet; sie werden nicht bloß als Classenbezeichnungen für bestimmte Gebiete der inneren Erfahrung angesehen, was sie in der That sind, sondern man hält sie vielfach für Kräfte, durch welche die einzelnen Erscheinungen hervorgebracht werden. Der Verstand gilt für die Kraft, durch welche wir Wahrheiten einsehen, das Gedächtniss für die Kraft, welche Vorstellungen zu künftigem Gebrauche aufbewahrt u. s. w. Der unregelmäßige Eintritt dieser Kräftewirkungen hat aber auf der anderen Seite gegen den Namen einer eigentlichen Kraft Bedenken erregt, und so ist der Ausdruck Seelenvermögen entstanden. Denn unter einem Vermögen versteht man dem Wortsinne nach eine solche Kraft, die nicht nothwendig und unabänderlich wirken muss, sondern die nur wirken kann. Der Ursprung aus dem mythologischen Kraftbegriff fällt hier unmittelbar in die Augen. Das Urbild für das Wirken einer derartigen Kraft ist offenbar das menschliche Handeln. Die ursprüngliche Bedeutung des Vermögens ist die eines handelnden Wesens. So liegt schon in der ersten Bildung der psychologischen Begriffe der Keim zu jener Vermengung von Classification und Erklärung, welche einen gewöhnlichen Fehler der empirischen Psychologie bildet. Die allgemeine Bemerkung, dass die Seelenvermögen Classenbegriffe sind, welche der beschreibenden Psychologie zugehören, enthebt uns der Nothwendigkeit, ihnen schon hier ihre Bedeutung anzuweisen. In der That ließe sich eine Naturlehre der innern Erfahrung denken, in der von Sinnlichkeit, Verstand, Vernunft, Gedächtniss gar nicht die Rede wäre. Denn unmittelbar in unserer inneren Wahrnehmung gibt es nur einzelne Vorstellungen, Gefühle, Triebe u. s. w., und für die Erklärung dieser einzelnen Thatsachen ist durch ihre Subsumtion unter gewisse Allgemeinbegriffe schlechterdings nichts geleistet.

Nachdem man die Unbrauchbarkeit der Vermögensbegriffe gegenwärtig fast allgemein anerkannt hat, ist aber gleichwohl eine Nachwirkung dieser Auffassung noch weit verbreitet. Sie besteht darin, dass man statt der allgemeinen Classenbegriffe die einzelnen Thatsachen, die ihnen dereinst subsumirt wurden, für isolirt existirende selbständige Erscheinungen hält. Nach dieser Auffassung gibt es zwar kein besonderes Vorstellungs-, Gefühls- oder Willensvermögen; aber die einzelne Vorstellung, die einzelne Gefühlsregung und der einzelne Willensact gelten als selbständige Processe, die sich beliebig miteinander verbinden oder voneinander trennen

können. Da nun die innere Wahrnehmung alle diese angeblich selbständigen Vorgänge als durchgängig miteinander verbunden und voneinander bestimmt zeigt, so ist nicht zu verkennen, dass man sich hier einer ähnlichen, nur den concreten Erscheinungen etwas mehr genäherten Umwandlung von Abstractionsproducten in reale Dinge schuldig macht, wie sie der älteren Vermögenslehre eigen war. Eine isolirte, von den Vorgängen des Fühlens und Wollens trennbare Vorstellung gibt es im Grunde ebenso wenig, wie es einen Verstand als isolirte seelische Kraft gibt. So unerlässlich daher jene Unterscheidungen sind, so dürfen wir doch bei ihnen niemals vergessen, dass sie auf Abstractionen beruhen, denen keine reale Trennung von Gegenständen gegenübersteht, sondern die objectiv nur als untrennbare Elemente zusammengehöriger Vorgänge aufgefasst werden können.

Der obigen Betrachtung mögen hier noch einige kritische Bemerkungen über die Wechselbegriffe Seele und Geist, sowie über die Lehre von den Seelenvermögen sich anschließen.

Von der Seele trennt unsere Sprache den Geist als einen zweiten Substanzbegriff, dessen unterscheidendes Merkmal darin gesehen wird, dass er nicht, wie die Seele, durch die Sinne nothwendig an ein leibliches Dasein gebunden erscheint, sondern entweder mit einem solchen in bloß äußerer Verbindung steht oder sogar völlig von demselben befreit ist. Der Begriff des Geistes wird daher in einer doppelten Bedeutung gebraucht: einmal für die Grundlage derjenigen inneren Erfahrungen, von denen man annimmt, dass sie von der Thätigkeit der Sinne unabhängig seien; sodann um solche Wesen zu bezeichnen, denen überhaupt gar kein leibliches Sein zukommen soll. Die Psychologie hat sich natürlich mit dem Begriff nur in seiner ersten Bedeutung zu beschäftigen, übrigens ist unmittelbar einleuchtend, dass diese zur zweiten fast von selbst führen müsste, da nicht einzusehen ist, warum der Geist nicht auch als völlig ungetrennte Substanz vorkommen sollte, wenn seine Verbindung mit dem Leibe nur eine äußerliche, gewissermaßen zufällige wäre.

Das philosophische Nachdenken konnte das Verhältniss von Seele und Geist nicht in der Unbestimmtheit belassen, mit welcher sich das gemeine Bewusstsein zufrieden gab. Sind Seele und Geist verschiedene Wesen, ist die Seele ein Theil des Geistes oder dieser ein Theil der Seele? Der älteren Speculation merkt man deutlich die Verlegenheit an, welche sie dieser Frage gegenüber empfindet. Einerseits wird sie durch den Zusammenhang der inneren Erfahrungen dazu getrieben, eine einzige Substanz als Grund derselben zu setzen, anderseits scheint ihr aber auch eine Trennung der in der sinnlichen Vorstellung befangenen und der abstracteren geistigen Thätigkeiten unerlässlich zu sein. So bleibt neben dem großen Dualismus zwischen Geist und Körper der beschränktere zwischen Geist und Seele bestehen, ohne dass es der alten Philosophie gelungen wäre, denselben vollständig zu beseitigen, ob sie nun mit Plato die Substantialität der Seele aufzuheben versucht, indem sie die Seele als eine Mischung von Geist und Körper auffasst[1]), oder ob sie mit Aristoteles

1) Timäus 35.

durch Uebertragung des von der Seele abstrahirten Begriffes auf den Geist an Stelle der Einheit der Substanz eine übereinstimmende Form der Definition setzt[1]. Die neuere spiritualistische Philosophie ist im allgemeinen mehr den Spuren Plato's gefolgt, hat aber entschiedener als er die Einheit der Substanz für Geist und Seele festgehalten. So kam es, dass überhaupt die scharfe Unterscheidung der Begriffe aus der wissenschaftlichen Sprache verschwand. Wenn je noch ein Unterschied gemacht wurde, so nahm man entweder mit Wolff den Geist als den allgemeinen Begriff, unter dem die individuelle Seele enthalten sei[2], oder man vermengte den Geist mit den unten zu erwähnenden Seelenvermögen, indem man ihn als eine Generalbezeichnung bald für die sogenannten höheren Seelenvermögen, bald für das Erkenntnissvermögen beibehielt; im letzteren Fall wurde dann häufig in neuerer Zeit das Fühlen und Begehren im Gemüth zusammengefasst und demnach die ganze Seele in Geist und Gemüth gesondert, ohne dass man jedoch unter beiden besondere Substanzen verstanden hätte. Bisweilen wurde auch wohl zwischen den Begriffen Geist und Seele ein bloßer Gradunterschied angenommen und so dem Menschen ein Geist, den Thieren aber nur eine Seele zugesprochen. So verliert diese Unterscheidung immer mehr an Bestimmtheit, während zugleich der Begriff des Geistes seine substantielle Eigenschaft einbüßt. Wollen wir diesem hiernach eine Bedeutung anweisen, welche der weiteren Untersuchung nicht vorgreift, so lässt sich dieselbe nur dahin feststellen, dass der Geist gleichfalls das Subject der inneren Erfahrung bezeichnet, dass aber in ihm abstrahirt ist von den Beziehungen dieses Subjectes zu einem leiblichen Wesen. Die Seele ist das Subject der inneren Erfahrung mit den Bedingungen, die diese durch ihre Gebundenheit an ein äußeres Dasein mit sich führt; der Geist ist das nämliche Subject ohne Rücksicht auf diese Gebundenheit. Hiernach werden wir immer nur dann vom Geist und von geistigen Erscheinungen reden, wenn wir auf diejenigen Momente der inneren Erfahrung, durch welche dieselbe von unserer sinnlichen, d. h. der äußeren Erfahrung zugänglichen Existenz abhängig ist, kein Gewicht legen. Diese Definition lässt es vollkommen dahingestellt, ob dem Geistigen jene Unabhängigkeit von der Sinnlichkeit wirklich zukommt. Denn man kann von einer oder mehreren Seiten einer Erscheinung absehen, ohne darum zu leugnen, dass diese Seiten vorhanden sind.

Es ist längst das Bestreben der Philosophen gewesen, die Seelenvermögen, welche die Sprache unterscheidet, wie Empfindung, Gefühl, Verstand, Vernunft, Begierde, Einbildungskraft, Gedächtniss u. s w. auf einige allgemeinere Formen zurückzuführen. Schon im Platonischen Timäus findet sich eine Dreitheilung der Seele angedeutet, die der Unterscheidung des Erkenntniss-, Gefühls- und Begehrungsvermögens entspricht. Dieser Dreitheilung geht aber eine Zweitheilung in niederes und höheres Seelenvermögen parallel, wovon das erstere, die Sinnlichkeit, als der sterbliche Seelentheil, zugleich Begierde und Gefühl umfasst, während das zweite, die unsterbliche Vernunft, mit der Erkenntniss sich deckt. Das Gefühl oder der Affect gilt hierbei ebenso als ver-

1) Die Aristotelische Definition der Seele im allgemeinen als »erste Entelechie eines der Möglichkeit nach lebenden Körpers« gilt nämlich auch für den von der Sinnlichkeit unabhängigen Geist, den νοῦς ποιητικός, der aber, weil er die Wirklichkeit der Seele selbst sei, abtrennbar von dem Körper gedacht werden könne, was bei den übrigen Theilen der Seele nicht der Fall ist. De anim. II, 1 am Schlusse.

2) Psychologia rationalis, § 643 ff.

mittelnde Stufe zwischen Begehren und Vernunft, wie die wahre Vorstellung zwischen den sinnlichen Schein und die Erkenntniss sich einschiebt. Aber während die Empfindung ausdrücklich mit der Begierde auf den nämlichen Theil der Seele bezogen wird[1], scheinen das vermittelnde Denken (die διάνοια) und der Affect nur in analoge Beziehungen zur Vernunft gesetzt zu werden. Es machen demnach diese Classificationsversuche den Eindruck, als wenn Plato seine beiden Eintheilungsprincipien, von denen dem einen die Beobachtung eines fundamentalen Unterschiedes zwischen den Phänomenen des Erkennens, Fühlens und Begehrens, dem andern die Wahrnehmung einer Stufenfolge im Erkenntnissprocess zu Grunde lag, unabhängig neben einander gebildet und erst nachträglich den Versuch gemacht habe, das eine auf das andere zurückzuführen, was ihm aber nur unvollständig gelang. Bei Aristoteles sondert sich die Seele, da er sie als das Princip des Lebens auffasst, nach der Stufenfolge der vornehmlichsten Lebenserscheinungen in Ernährung, Empfindung und Denkkraft. Zwar führt er gelegentlich noch andere Seelenvermögen an; doch ist deutlich, dass er jene drei als die allgemeinsten betrachtet, indem er insbesondere auch das Begehren der Empfindung unterordnet[2]. Hatte Plato bei seiner Dreitheilung die Eigenschaften der Seele nach ihrem ethischen Werth gemessen, so gewann Aristoteles die seinige, conform seinem Begriff von der Seele, aus den Hauptclassen der lebenden Wesen: ernährend ist die Seele der Pflanze, ernährend und empfindend die thierische, ernährend, empfindend und denkend die menschliche. Eben diese in der Beobachtung der verschiedenartigen Wesen gegebene Trennbarkeit der drei Vermögen war wohl die ursprüngliche Veranlassung der Classification. Mag aber auch der Ausgangspunkt derselben ein abweichender sein, so fällt sie doch offenbar, sobald wir von der Unterscheidung der Ernährung als einer besonderen Seelenkraft absehen, mit der Platonischen Zweitheilung in Sinnlichkeit und Vernunft zusammen und kann also ebenso wenig wie irgend einer der späteren Versuche als ein wirklich neues System betrachtet werden.

Unter den Neueren hat der einflussreichste psychologische Systematiker, Wolff, wieder die beiden Platonischen Eintheilungen nebeneinander benutzt, dabei aber das Gefühls- dem Begehrungsvermögen untergeordnet. Hierdurch schreitet sein ganzes System in einer Zweitheilung fort. Er sondert zunächst Erkennen und Begehren und trennt sodann jedes derselben in einen niederen und einen höheren Theil. Die weitere Eintheilung erhellt aus der folgenden Uebersichtstafel.

I. Erkenntnissvermögen.	II. Begehrungsvermögen.
1. Niederes Erkenntnissvermögen.	1. Niederes Begehrungsvermögen.
Sinn. Einbildungskraft. Dichtungsvermögen. Gedächtniss (Vergessen und Erinnern).	Lust und Unlust, Sinnliche Begierde und sinnlicher Abscheu. Affecte.
2. Höheres Erkenntnissvermögen.	2. Höheres Begehrungsvermögen.
Aufmerksamkeit und Reflexion. Verstand.	Wollen und Nichtwollen. Freiheit.

1) Timäus 77.
2) De anim. II, 2, 3.

Ein wesentlicher Fortschritt dieses Systems, das in der Leibniz'schen Unterscheidung des Vorstellens und Strebens als der Grundkräfte der Monaden seine nächste Grundlage hat, lag darin, dass es das Gefühls- uud Begehrungsvermögen nicht auf den Affect und das sinnliche Begehren beschränkte, sondern ihm denselben Umfang wie der Erkenntniss gab, so dass von einem ethischen Werthunterschied nicht mehr die Rede war. Dagegen ist ersichtlich, dass bei der Unterscheidung der in den vier Hauptclassen aufgeführten einzelnen Vermögen kein systematisches Princip maßgebend ist, sondern dass dieselben rein empirisch an einander gereiht sind. In der Wolff'schen Schule wurde diese Eintheilung mannigfach modificirt. Namentlich wurden bald Erkenntniss und Gefühl als die beiden Hauptvermögen bezeichnet, bald wurde das Fühlen dem Erkennen und Begehren als drittes und mittleres hinzugefügt. Die letztere Classification ist es, die Kant adoptirt hat. Wolff wird schon in der empirischen Seelenlehre von dem Bestreben geleitet, die verschiedenen Vermögen aus einer einzigen Grundkraft, der vorstellenden abzuleiten, und seine rationale Psychologie ist zu einem großen Theil jener Aufgabe gewidmet. Kant missbilligte solche Versuche, gegebene Unterschiede um eines bloßen Strebens nach Einheit willen verwischen zu wollen. Dennoch ragt auch bei ihm die Erkenntniss in den Bereich der beiden andern Seelenkräfte hinüber, da jeder derselben ein besonderes Vermögen in der Sphäre des Erkennens entspricht. Indem er aber die ursprüngliche Verschiedenartigkeit des Erkennens, Fühlens und Begehrens behauptet, erstreckt sich nach ihm nur insofern das Erkenntnissvermögen über die andern, als es gesetzgeberisch auch für sie auftritt; denn es erzeugt sowohl die Naturbegriffe wie den Freiheitsbegriff, der den Grund zu den praktischen Vorschriften des Willens enthält, außerdem die zwischen beiden stehenden Zweckmäßigkeits- und Geschmacksurtheile. Demnach sagt Kant von dem Verstand im engeren Sinne, er sei gesetzgeberisch für das Erkenntnissvermögen, die Vernunft für das Begehrungsvermögen, die Urtheilskraft für das Gefühl [1]). Verstand, Urtheilskraft und Vernunft werden dann aber auch zusammen als Verstand im weiteren Sinne bezeichnet [2]). Anderseits adoptirt Kant zwar die Unterscheidung eines unteren und oberen Erkenntnissvermögens, von denen das erstere die Sinnlichkeit, das zweite den Verstand umfasst; aber er verwirft die Annahme eines bloßen Gradunterschiedes beider. Die Sinnlichkeit ist ihm vielmehr die receptive, der Verstand die active Seite der Erkenntniss [3]). In seinem kritischen Hauptwerk ist daher die Sinnlichkeit dem Verstande gegenübergestellt: dieser für sich vermittelt die reinen, in Verbindung mit der Sinnlichkeit die empirischen Begriffe [4]).

In dieser ganzen Entwicklung sind offenbar hauptsächlich drei Momente auseinander zu halten: erstens die Unterscheidung der drei Seelenvermögen, zweitens die Dreigliederung des oberen Erkenntnissvermögens, und drittens die Beziehung, in welche das letztere zu den drei Hauptvermögen gebracht wird. Das erste stammt im wesentlichen aus der Wolff'schen Psychologie, die beiden andern sind Kant eigenthümlich. Die frühere Philosophie hatte im allgemeinen als Vernunft (λόγος) jene Thätigkeit des Geistes bezeichnet, welche durch Schließen

---

1) Kritik der Urtheilskraft S. 14 ff. Ausg. von Rosenkranz IV.
2) Anthropologie S. 100 u. 104. Werke, VII, 2.
3) Anthropologie S. 28.
4) Kritik der reinen Vernunft S. 31, 55.

(ratiocinatio) über die Gründe der Dinge Rechenschaft gebe. Dabei wurde aber bald im Sinne des Neuplatonismus die Vernunft dem Verstande (νοῦς, intellectus) untergeordnet, da dieser ein unmittelbares Wissen enthalte, während die Thätigkeit des Schließens eine Vermittelung mit der Sinnenwelt bedeute, bald wurde sie, da sie die Einsicht in die letzten Gründe der Dinge bewirke, dem Verstande übergeordnet, bald endlich als eine besondere Form der Bethätigung des Verstandes betrachtet. Für alle drei Auffassungen finden sich Beispiele in der scholastischen Philosophie. Diese verschiedene Werthschätzung der Vernunft hat aber darin ihre Ursache, dass man das Wort ratio in doppeltem Sinne gebraucht: einmal für den Begriff des Grundes zu einer gegebenen Folge einzelner Wahrheiten, und sodann für die Fähigkeit der ratiocinatio, des Folgerns der Einzelwahrheiten aus ihren Gründen. Zunächst wurde nun die ratio in der letztgenannten Bedeutung, als Schlussvermögen, dann aber auch im ersteren Sinne, als ein Vermögen der Einsicht in die Gründe der Dinge, zu den Seelenvermögen gerechnet. Wurde vorwiegend auf die letztere Bedeutung Werth gelegt, so erschien dann die Vernunft geradezu als Organ der religiösen und moralischen Wahrheiten oder als ein metaphysisches Vermögen im Unterschied vom Verstande, dessen Begriffe immer auf die Erfahrungen des äußeren oder innern Sinnes beschränkt blieben. In jenem doppeldeutigen Sinne wurde die Vernunft als das Vermögen definirt, durch welches wir den Zusammenhang der allgemeinen Wahrheiten einsehen[1]). Indem Kant von der ersten der erwähnten Auffassungen ausging, welche den Verstand als das Vermögen der Begriffe, die Vernunft als das Schlussvermögen betrachtete, mochte es ihm um so näher liegen, den hierin angebahnten Versuch einer Gliederung des oberen Erkenntnissvermögens nach Anleitung der Logik vollends durchzuführen, als ihm Aehnliches bereits in der Ableitung der Kategorien geglückt war. Da zwischen Begriff und Schluss das Urtheil steht, so nahm er also zwischen Verstand und Vernunft als mittleres Vermögen die Urtheilskraft an. Nun hatte er aber in seinem kritischen Hauptwerk die beiden Seiten des Vernunftbegriffes in eine tiefere Beziehung zu bringen gesucht, indem er darauf hinwies, dass die Vernunft, wie sie in dem Schlusse ein Urtheil unter seine allgemeine Regel subsumire, so auch diese Regel wieder unter eine höhere Bedingung unterordnen müsse, bis sie endlich bei der Idee eines Unbedingten angelangt sei. Diese Idee des Unbedingten in ihren verschiedenen Formen, als Seele, Welt und Gott, blieb so das specifische Eigenthum der Vernunft im engeren Sinne des Wortes, während alle Begriffe und Grundsätze a priori, aus denen die Vernunft als Schlussvermögen einzelne Urtheile ableitet, ausschließliches Eigenthum des Verstandes wurden. So geräth die Vernunft bei Kant in eine eigenthümliche Doppelstellung: als Schlussvermögen ist sie die Dienerin des Verstandes, welche die von letzterem aufgestellten Begriffe und Grundsätze anzuwenden hat; als Vermögen transcendenter Ideen ist sie weit über dem Verstande erhaben, der, nur dem empirischen Zusammenhang der Erscheinungen zugekehrt, der Vernunftidee höchstens als einem regulativen Princip folgen soll, welches ihm die Richtung nach einer Zusammenfassung der Erscheinungen in ein absolutes Ganze vorschreibe, von welcher der Verstand selbst keinen Begriff besitze. In dieser regulativen Bedeutung der Vernunftideen besteht aber zugleich ihr praktischer Werth. Denn auch das Sittengesetz ist nach Kant

---

1) Wolff, Psychologia empirica, § 483.

nicht constitutiv, sondern regulativ: es sagt nicht, wie wir wirklich handeln, sondern wie wir handeln sollen, und es beweist so durch die imperative Form, in der es Gehorsam fordert, zugleich die Wahrheit der Idee der unbedingten Freiheit des Willens [1]. Wie der Verstand für das Erkennen, so ist demnach die Vernunft gesetzgebend für das Begehrungsvermögen. Für das zwischen Erkennen und Begehren stehende Gefühl bleibt dann nur die in ähnlicher Weise zwischen dem Begriffs- und Schlussvermögen stehende Urtheilskraft übrig [2]. Hieraus erhellt, wie sehr diese Beziehung der drei Grundkräfte der Seele auf die drei in der formalen Logik zum Ausdruck kommenden Bethätigungen der Erkenntnisskraft das Product eines künstlichen Schematisirens nach Anleitung logischer Formen ist. Dieser Intellectualismus hat auch auf die Auffassung der Seelenvermögen seine Rückwirkung geübt, da Kant seine drei Hauptvermögen nur in ihren höheren Aeußerungen berücksichtigt. Wenn es schon zweifelhaft ist, ob das erste Vermögen in der Gesammtheit seiner Erscheinungen passend unter dem Namen der Erkenntniss zusammengefasst werde, so ist augenscheinlich die Beschränkung des Lust- und Unlustgefühls auf das ästhetische Geschmacksurtheil und die Beziehung des Begehrungsvermögens auf das Ideal des Guten nicht geeignet, einer psychologischen Betrachtung zum Ausgangspunkte zu dienen.

Gegen die Form, welche die Theorie der Seelenvermögen vorzugsweise bei Wolff und Kant angenommen, hat Herbart seine Kritik gerichtet. Der wesentliche Inhalt derselben lässt sich in die folgenden zwei Haupteinwände zusammenfassen: Die Seelenvermögen sind erstens bloße Möglichkeiten, welche dem Thatbestand der inneren Erfahrung nichts hinzufügen. Nur die einzelnen Thatsachen der letzteren, die einzelne Vorstellung, das einzelne Gefühl u. s. w., kommen der Seele wirklich zu. Eine Sinnlichkeit vor der Empfindung, ein Gedächtniss vor dem Vorrath, den es aufbewahrt, gibt es nicht; jene Möglichkeitsbegriffe können daher auch nicht gebraucht werden, um die Thatsachen aus ihnen abzuleiten [3]. Die Seelenvermögen sind zweitens Gattungsbegriffe, welche durch vorläufige Abstraction aus der innern Erfahrung gewonnen sind, dann aber zur Erklärung dessen verwandt werden, was in uns vorgeht, indem man sie zu Grundkräften der Seele erhebt [4]. Beide Einwände erstrecken sich scheinbar über ihr nächstes Ziel hinaus, denn sie treffen Methoden wissenschaftlicher Erklärung, welche fast in allen Naturwissenschaften Anwendung gefunden haben. Auch die physikalischen Kräfte existiren nicht an und für sich, sondern nur in den Erscheinungen, die wir als ihre Wirkungen bezeichnen; vollends die physiologischen Vermögen, Ernährung, Contractilität, Sensibilität u. s. w., sind nichts als »leere Möglichkeiten«. Ebenso sind Schwere, Wärme, Assimilation, Reproduction u. s. w. Gattungsbegriffe, abstrahirt aus einer gewissen Zahl übereinstimmender Erscheinungen, die in ähnlicher Weise wie die Gattungsbegriffe der innern Erfahrung in Kräfte oder Vermögen umgewandelt worden sind, welche nun zur Erklärung der Erscheinungen selber dienen sollen. Wenn wir Empfinden, Denken u. s. w. Aeußerungen der Seele nennen, so scheint in der That der Satz, die Seele besitze das Vermögen zu empfinden, zu denken u. s. w., der unmittelbare Ausdruck einer Begriffsbildung, die wir

1) Kritik der prakt. Vernunft S. 106. Werke, VIII.
2) Kritik der Urtheilskraft, S. 15.
3) Herbart, Werke, VII, S. 611.
4) Herbart, Werke, V, S. 214.

überall da vollziehen, wo ein Gegenstand Wirkungen zeigt, für die wir in ihm selbst Ursachen voraussetzen müssen. Gegen diese Anwendung des Kraftbegriffs im allgemeinen hat nun auch HERBART nichts einzuwenden. Aber er unterscheidet von der Kraft das Vermögen. Kraft setze man überall voraus, wo man den Erfolg als unausbleiblich unter gegebenen Bedingungen ansehe. Von einem Vermögen rede man dann, wenn ein Erfolg beliebig eintreten oder auch ausbleiben könne[1].

Gegen diese Unterscheidung hat man geltend gemacht, dass sie sich auf einen Begriff des Vermögens stütze, welcher der unwissenschaftlichsten Form der psychologischen Vermögenstheorie entnommen sei[2]. Dennoch muss zugegeben werden, dass jener Unterschied der Bezeichnung nicht bedeutungslos ist. Der Begriff der Kraft hat durch die Entwicklung der neuern Naturwissenschaft die Bedeutung eines Beziehungsbegriffs erhalten, der überall auf wechselseitig sich bestimmende Bedingungen zurückführt, und der in sich zusammenfällt, sobald man die eine Seite der Bedingungen hinwegnimmt, aus deren Zusammenwirken die Aeußerung der Kraft hervorgeht. Ein richtig gebildeter Kraftbegriff ist es also z. B., wenn alles Streben zur Bewegung, das auf der Beziehung der Körper zu einander beruht, aus einer Gravitationskraft abgeleitet wird, durch welche die Körper wechselseitig ihre Lage im Raume bestimmen. Ein voreiliger Kraftbegriff aber ist es, wenn man die Fallerscheinungen auf eine jedem Körper an und für sich innewohnende Fallkraft zurückführt. Sobald man in dieser Weise die in einem gegebenen Object vorhandenen Bedingungen gewisser Erscheinungen in eine dem Object zukommende Kraft umwandelt, ohne sich auch nach den äußern Bedingungen umzusehen, so fehlt es offenbar an jedem Maßstabe, um zu entscheiden, ob eine Verschiedenheit der Wirkungen desselben Objects von einer Verschiedenheit der in ihm vorhandenen oder aber der äußeren Bedingungen herrühre. Es wird daher bald Getrenntes vereinigt, bald — und dies ist der häufigere Fall — Zusammengehöriges geschieden. So sind manche der Kräfte, welche die ältere Physiologie unterschied, Zeugungs-, Wachsthums-, Bildungskraft u. s. w., ohne Zweifel nur Aeußerungen der nämlichen Kräfte unter verschiedenen Verhältnissen, und in Bezug auf die letzten Specificationen, zu denen die Lehre von den Seelenvermögen geführt hat, z. B. die Unterscheidung von Wort-, Zahl-, Raumgedächtniss u. dgl., wird das nämliche wohl allgemein zugestanden. Aehnlich erklärte die ältere Physik die Erscheinungen der Schwere aus mehreren Kräften: den Fall aus einer Fallkraft, die Barometerleere aus dem »horror vacui«, die Planetenbewegungen aus unsichtbaren Armen der Sonne oder Wirbeln. Indem von den äußeren Bedingungen der Erscheinungen abstrahirt wird, entsteht außerdem leicht jener falsche Begriff eines Vermögens, das auf die Gelegenheit seines Wirkens wartet: die Kraft wird zu einem mythologischen Wesen verkörpert. Der Psychologie würde also Unrecht geschehen, wenn man bloß sie dieser Verirrung anklagte. Aber sie hat vor den physikalischen Naturwissenschaften das eine voraus, dass diese ihr vorgearbeitet haben, indem durch dieselben jene allgemeinen Begriffe, die der äußern und innern Erfahrung gemeinsam angehören, von den Fehlern früherer Entwicklungsstufen des Denkens gereinigt sind. Dieser Vortheil schließt zugleich die Verpflichtung in sich von ihm Gebrauch zu machen.

1) Werke, VII, S. 610.
2) J. B. MEYER, Kant's Psychologie, S. 116.

Mit der Einsicht in die Unhaltbarkeit der Vermögenstheorie verband sich bei HERBART schon die Ueberzeugung, dass die psychischen Processe als einheitliche Vorgänge aufzufassen seien. Aber er glaubte diesem Einheitsbedürfniss dadurch entsprechen zu können, dass er unter allen jenen Abstractionserzeugnissen der gewöhnlichen Psychologie eines bevorzugte, die Vorstellung, die er allein als den eigentlichen Inhalt der Seele betrachtete, und der er sogar, nachdem sie einmal entstanden, eine unvergängliche Existenz zuschrieb, während alle andern Elemente, wie Gefühle, Affecte, Triebe, bloß aus den momentanen Wechselwirkungen der Vorstellungen hervorgehen sollten. Die Grundlagen dieser Anschauung sind, wie wir später sehen werden, durchaus hypothetisch, und sie scheitern in ihren Folgerungen überall an dem Widerspruch mit der exacten Analyse der Erfahrung[1]). Uebrigens sieht man deutlich, wie diese Auflösung aller seelischen Vorgänge in Vorstellungsprocesse von dem Intellectualismus der vorangegangenen Psychologie immer noch beherrscht ist. Gleichwohl ist HERBART darin auf dem richtigen Wege, dass er jene zersplitternde Auffassung der psychischen Processe zu vermeiden sucht, in der sich der Fehler der alten Vermögenstheorie in einer abgeschwächten Gestalt wiederholt. Aber er schlägt, um diesem Fehler zu entgehen, selbst einen falschen Weg ein. Nicht darin besteht der Irrthum jener Auffassung, dass sie Unwirkliches mit dem Wirklichen vermengt, sondern darin, dass sie die Erzeugnisse unserer unterscheidenden Abstraction an die Stelle der Wirklichkeit setzt[2]).

---

1) Vergl. Bd. II. Cap. XVII.
2) Vergl. hierzu den Aufsatz über Gefühl und Vorstellung in meinen Essays, S. 199 ff.

Erster Abschnitt.

Von den körperlichen Grundlagen des Seelenlebens.

Erstes Capitel.

Organische Entwicklung der psychischen Functionen.

1. Merkmale und Grenzen des psychischen Lebens.

Die psychischen Functionen bilden einen Bestandtheil der Lebenserscheinungen. Sie kommen niemals zu unserer Beobachtung, ohne von den Verrichtungen der Ernährung und Reproduction begleitet zu sein. Dagegen können diese allgemeinen Lebenserscheinungen uns entgegentreten, ohne dass an den Substraten derselben zugleich diejenigen Eigenschaften bemerkt werden, die wir als seelische zu bezeichnen pflegen. Die nächste Frage, die sich einer Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Psychischen entgegenstellt, lautet daher: welche Merkmale müssen an einem belebten Naturkörper gegeben sein, um psychische Functionen bei ihm annehmen zu können?

Schon diese erste Frage der physiologischen Psychologie ist von ungewöhnlichen Schwierigkeiten umgeben. Die entscheidenden Merkmale des Psychischen sind subjectiver Natur: sie sind uns nur aus dem Inhalt unseres eigenen Bewusstseins bekannt. Hier aber werden objective Kennzeichen verlangt, aus denen wir auf ein unserm Bewusstsein irgendwie ähnliches inneres Sein zurückschließen sollen. Solche objective Kennzeichen können immer nur in gewissen körperlichen Bewegungen bestehen, die auf psychische Vorgänge hinweisen, aus denen sie entsprungen sind. Wann aber sind wir berechtigt, die Bewegungen eines Wesens auf solche zurückzuführen? Wie unsicher die Beantwortung dieser Frage ist, namentlich wenn in dieselbe metaphysische Vorurtheile sich einmengen

dies zeigt deutlich die Thatsache, dass auf der einen Seite der Hylozoismus geneigt ist, jede Bewegung, selbst die des fallenden Steins, als eine psychische Action anzusehen, und dass auf der anderen Seite der Spiritualismus eines DESCARTES alle seelischen Lebensäußerungen auf die willkürlichen Bewegungen des Menschen beschränken wollte. Während die erste dieser Ansichten sich jeder Prüfung entzieht, ist von der zweiten nur dies eine richtig, dass unsere eigenen psychischen Lebensäußerungen stets den Maßstab abgeben müssen, nach welchem wir die ähnlichen Leistungen anderer Wesen beurtheilen. Darum werden wir auch die psychischen Functionen nicht zuerst bei ihren unvollkommensten Aeußerungen in der organischen Natur aufsuchen dürfen, sondern wir werden umgekehrt vom Menschen an abwärts gehen müssen, um die Grenze zu finden, wo das psychische Leben beginnt.

Durchaus nicht alle körperlichen Bewegungen, die in unserm Nervensystem ihre Quelle haben, besitzen nun den Charakter psychischer Leistungen. Wie die normalen Bewegungen des Herzens, der Athmungsmuskeln, der Blutgefäße und Eingeweide in den meisten Fällen sich vollziehen, ohne von irgend einer Veränderung unseres Bewusstseins begleitet zu sein, so finden wir auch, dass die Muskeln der äußeren Ortsbewegung vielfach ohne unser Wissen und Wollen in einer bloß maschinenmäßigen Weise auf Reize reagiren. Derartige Bewegungsvorgänge als psychische Functionen aufzufassen, würde an sich ebenso willkürlich sein, als dem fallenden Stein Empfindung zuzuschreiben. Wenn wir aber alle diejenigen Bewegungen ausschließen, die ohne Betheiligung unseres Bewusstseins von statten gehen, so bleiben als einzige, die den unzweifelhaften Charakter psychischer Lebensäußerungen immer besitzen, die äußeren Willenshandlungen übrig. Das uns unmittelbar gegebene subjective Kennzeichen der äußern Willenshandlung besteht darin, dass ihr Gefühle und Vorstellungen vorangehen, die uns als die Ursache der Bewegung erscheinen. Auch objectiv betrachten wir daher eine Bewegung dann als eine vom Willen abhängige, wenn sie auf ähnliche Vorgänge als ihre Bedingungen hindeutet.

Die praktischen Schwierigkeiten, welche der Diagnose des Psychischen im Wege stehen, sind aber mit der Feststellung dieses Merkmals noch keineswegs beseitigt. Nicht in allen Fällen lässt sich ein rein mechanischer Reflex oder bei den niedersten Wesen selbst eine Bewegung aus äußeren physikalischen Ursachen, wie z. B. die Imbibition quellungsfähiger Körper, die Volumänderung durch Temperaturschwankungen, mit Sicherheit von einer Willenshandlung unterscheiden. Namentlich kommt hier in Betracht, dass es zwar Kennzeichen gibt, welche mit voller Gewissheit die Existenz einer Willenshandlung verrathen, dass aber beim Mangel dieser Kennzeichen nicht immer mit Gewissheit auf das Fehlen solcher Handlungen,

noch weniger also auf das Fehlen psychischer Functionen überhaupt geschlossen werden darf. Unsere Untersuchung kann hier immer nur diejenige untere Grenze bestimmen, bei der das psychische Leben nachweisbar wird; ob es nicht in Wirklichkeit schon auf einer früheren Stufe beginnt, bleibt Gegenstand bloßer Muthmaßung.

Das objective Merkmal äußerer Willenshandlungen, welches namentlich bei längerer Beobachtung kaum täuschen kann, ist nun die Beziehung der Bewegung zu den allverbreiteten thierischen Trieben, dem Nahrungs- und Geschlechtstrieb. Zu Ortsbewegungen, die den Charakter von Willenshandlungen an sich tragen, können diese Triebe nur mit Hülfe der Sinnesempfindung führen. Die unter solchen Umständen sichergestellten Triebbewegungen, namentlich das Streben nach Nahrung, beweisen daher in der unzweideutigsten Weise die Existenz eines Bewusstseins. Dass nun in diesem Sinne vom Menschen herab bis zu den Protozoen das Bewusstsein ein allgemeines Besitzthum lebender Wesen ist, kann nicht zweifelhaft sein. Auf den niedersten Stufen dieser Entwicklungsreihe werden freilich die Vorgänge des Bewusstseins äußerst eng begrenzt und der Wille durch die allverbreiteten organischen Triebe immer nur in einfachster Weise bestimmt sein. Gleichwohl sind die Lebensäußerungen schon der niedersten Protozoen nur unter der Voraussetzung erklärlich, dass ihnen ein Bewusstsein zu Grunde liegt, welches allein in dem Grade seiner Entwicklung von unserm eigenen verschieden ist.

Schwieriger ist nun aber die Frage, ob die psychischen Lebensäußerungen auf jener Sprosse der organischen Stufenleiter, wo wir äußere Willenshandlungen wahrnehmen, wirklich erst beginnen, oder ob die Anfänge derselben nicht noch weiter zurückzuverlegen sind. Ueberall, wo sich lebendes Protoplasma vorfindet, zeigt dasselbe die Eigenschaft der Contractilität: es vollführt theils auf äußere Reize, theils ohne sichtbare Einwirkung von außen Bewegungen, die mit den Willenshandlungen der niedersten Protozoen die größte Aehnlichkeit besitzen, und die sich nicht aus äußeren physikalischen Einflüssen, sondern nur aus Kräften erklären lassen, welche in der contractilen Substanz selbst ihren Sitz haben. Derartige Bewegungen, die stets in dem Moment erlöschen, wo die Substanz abstirbt, zeigt sowohl der protoplasmatische Inhalt der jugendlichen Pflanzenzellen wie das im Pflanzen- und Thierreich vorkommende freie Protoplasma; ja es ist wahrscheinlich, dass alle Elementarorganismen, mögen sie nun selbständig existiren oder in einen zusammengesetzten Organismus eingehen, mindestens während einer gewissen Entwicklungszeit die Eigenschaft der Contractilität besitzen. So zeigen die Lymphkörper, die im Blute und in der Lymphe der Thiere, außerdem im Eiter und als wandernde Elemente in den Geweben vorkommen, Gestaltänderungen, die

sich nach ihrer äußeren Beschaffenheit von den Bewegungen niederster, ihnen außerdem manchmal in der Leibesform durchaus gleichender Protozoen nicht unterscheiden lassen (Fig. 1). Nur der Willenscharakter dieser Bewegungen lässt sich nicht nachweisen. Zwar hat man, namentlich an den farblosen Blutzellen wirbelloser Thiere, eine Aufnahme fester Stoffe beobachtet, welche sich als Nahrungsaufnahme ansehen lässt[1]). Doch fehlt hier, ebenso wie bei den mit der Ausübung von Verdauungsfunctionen verbundenen Reizbewegungen gewisser Pflanzen, jede bestimmte Hindeutung darauf, dass ein von Empfindungen bestimmter Trieb zu den Nahrungsstoffen stattfinde, oder dass überhaupt zwischen dem Reiz und der Bewegung irgend ein psychologisches Zwischenglied gelegen sei[2]). Aehnlich verhält es sich mit den durch wechselnde Vertheilung von Wasser und Kohlensäure, sowie durch veränderliche Lichtbestrahlung herbeigeführten Bewegungen niederer Algen, Pilze und Schwärmsporen. Insbesondere auf die Bewegungen gewisser Bakterien besitzen die Athmungsgase und das Licht einen so plötzlichen Einfluss, dass jene Bewegungen unmittelbar den Eindruck hervorrufen, als seien sie durch Athmungs- und Lichtempfindungen hervorgerufen. Freilich bleibt auch hier die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass es sich um bloß physikalische Effecte handelt, wie solche bei den durch die Veränderungen des Feuchtigkeitsgrades der Umgebung hervorgerufenen Bewegungen unzweifelhaft anzunehmen sind[3]).



Fig. 1. Lymphkörper. *a—k* Gestaltänderungen der lebenden Zellen; *l* die abgestorbene Zelle.

Immerhin ist bei der Beurtheilung aller dieser Erscheinungen zu beachten, dass mit der Nachweisung physikalischer Bedingungen, aus denen die Erscheinungen der Contraction des Protoplasmas und der Bewegung von Elementarorganismen abgeleitet werden können, die Annahme begleitender psychischer Vorgänge keineswegs unvereinbar ist. Auch die Vorgänge in unserm eigenen Nervensystem sucht die Physiologie aus allgemeineren physikalischen Kräften abzuleiten: die Thatsachen unseres Bewusstseins bleiben davon unberührt. Erkenntnisslehre und Naturphilo-

---

1) Haeckel, Monographie der Radiolarien. Berlin 1862. S. 104.

2) Darwin, Insektenfressende Pflanzen. A. d. Engl. von J. V. Carus. Stuttgart 1876. Besonders Cap. X, 208 ff.

3) Th. W. Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiol. XXVI S. 537, XXIX, S. 415. XXX, S. 95. E. Stahl, Botanische Zeitung, XVIII, 1880.

sophie verbieten uns, physische Lebensäußerungen anzunehmen, welche nicht auf allgemeingültige physikalische Bedingungen zurückführbar wären, und die Physiologie, indem sie nach diesem Grundsatze handelt, hat denselben, sobald es ihr gelungen ist, bis zur Lösung ihrer Aufgaben vorzudringen, noch immer bestätigt gefunden. Demnach kann niemals aus der physikalischen Natur der Bewegungen, sondern immer erst aus den sie begleitenden, auf eine psychologische Verwerthung der Sinneseindrücke hinweisenden näheren Bedingungen auf die Existenz psychischer Functionen geschlossen werden. Wohl aber lehrt die Beobachtung, dass die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmas, ob wir nun psychische Lebensäußerungen an ihm nachweisen können oder nicht, im wesentlichen gleicher Art sind. Insbesondere gilt dies auch von der Contractilität und Reizbarkeit desselben. Nimmt man nun zu dieser nach der physischen Seite vollständigen Uebereinstimmung noch hinzu, dass keineswegs eine fest bestimmte Grenze sich aufzeigen lässt, bei der die Bewegungen des Protoplasmas zuerst einen psychologischen Charakter gewinnen, sondern dass von dem eingeschlossenen Protoplasma der Pflanzenzellen an durch die wandernden Lymphkörper der Thiere, die selbständigen Moneren und Rhizopoden bis zu den rascher beweglichen, mit Wimperkleid und Mundöffnung versehenen Infusorien ein allmählicher und, wie es fast scheint, stetiger Uebergang sich vollzieht, so lässt sich die Vermuthung nicht zurückweisen, dass die Fähigkeit zu psychischen Lebensäußerungen allgemein vorgebildet sei in der contractilen Substanz.

Die Annahme, dass die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen wie die Anfänge des Lebens überhaupt, muss daher vom Standpunkte der Beobachtung aus als eine durchaus wahrscheinliche bezeichnet werden. Die Frage nach dem Ursprung der geistigen Entwicklung fällt so mit der Frage nach dem Ursprung des Lebens zusammen. Kann ferner die Physiologie vermöge der durchgängigen Wechselwirkung der physischen Kräfte von der Voraussetzung nicht Umgang nehmen, dass die Lebensäußerungen in den allgemeinen Eigenschaften der Materie ihre letzte Grundlage finden, so wird die Psychologie mit dem nämlichen Rechte dem allgemeinen Substrat unserer äußeren Erkenntniss ein inneres Sein zuschreiben, welches bei der Entstehung der Lebenserscheinungen in der psychischen Seite derselben zur Aeußerung gelangt. Bei dieser letzten Voraussetzung darf aber niemals vergessen werden, dass jenes latente Leben der leblosen Materie weder, wie es von dem Hylozoismus geschieht, mit dem actuellen Leben und Bewusstsein verwechselt, noch, wie es von dem Materialismus geschieht, als eine Function der Materie betrachtet werden darf. Der erstere fehlt, weil er die Lebenserscheinungen da vor-

aussetzt, wo nicht sie selbst uns gegeben sind, sondern nur die allgemeine Grundlage, welche sie möglich macht; der letztere irrt, weil er eine einseitige Abhängigkeit annimmt, wo nur eine Beziehung gleichzeitiger, unter einander aber völlig unvergleichbarer Vorgänge stattfindet. Mit dem Begriff der materiellen Substanz bezeichnen wir die Grundlage aller äußeren Erfahrung. Demgemäß hat dieser Begriff die Bestimmung, das physische Geschehen, darunter auch die physischen Lebenserscheinungen, begreiflich zu machen. Insofern uns aber unter den letzteren zugleich solche Bewegungen entgegentreten, die auf ein Bewusstsein hindeuten, können uns die Voraussetzungen über die Materie immer nur den physischen Zusammenhang jener Bewegungen begreiflich machen, niemals die begleitenden psychischen Functionen, auf die wir aus unserer eigenen inneren Wahrnehmung erst zurückschließen. Sollte daher der Begriff der Materie in dem Sinne umgestaltet werden, dass er die Möglichkeit des physischen und des psychischen Geschehens gleichzeitig in sich enthielte, so würde er sich damit von selbst zu einem allgemeineren Substanzbegriff erweitern. Es ist klar, dass die Frage nach der Zulässigkeit einer solchen Erweiterung von der empirischen Psychologie erst am Schlusse ihrer Untersuchungen beantwortet werden kann. Bis dahin werden wir an der unmittelbar durch die Erfahrung geforderten Voraussetzung festhalten müssen, dass das psychische Geschehen regelmäßig von bestimmten physischen Erscheinungen begleitet ist, und dass zwischen diesen inneren und äußeren Lebensvorgängen durchgängig gesetzmäßige Beziehungen stattfinden.

2. Differenzirung der psychischen Functionen und ihrer Substrate.

Die organische Zelle in den Anfängen ihrer Entwicklung stellt entweder eine hüllenlose, in allen ihren Theilen contractile Protoplasmamasse dar, oder sie enthält bewegliches Protoplasma innerhalb einer festeren und bewegungslosen Begrenzungshaut. In diesen Formen treten uns zugleich die niedersten selbständigen Organismen entgegen, an denen wir Bewegungsvorgänge wahrnehmen, die auf psychische Bedingungen hinweisen (Fig. 2). Die Substrate dieser elementaren psychischen Functionen erscheinen hier noch vollkommen ungetrennt und zugleich über die ganze Leibesmasse verbreitet. Der einzige Sinn, der deutlich functionirt, ist der Tastsinn: die Eindrücke, die auf irgend einen Theil des contractilen Protoplasmas stattfinden, lösen zunächst an der unmittelbar berührten Stelle eine Bewegung aus, die sich dann in zweckmäßiger Coordination über den ganzen Körper verbreiten kann.

Eine erste Scheidung der psychischen Functionen vollzieht sich schon bei jenen Protozoen, bei denen sich aus der Umhüllungsschichte der contractilen Leibessubstanz besondere Bewegungsapparate, Cilien und Ruderfüße, entwickelt haben (Fig. 3). Nicht selten geht diese Entwicklung Hand in Hand mit der Differenzirung der Ernährungsfunctionen, mit der Ausbildung einer Nahrungsöffnung und Verdauungshöhle, zu denen häufig noch ein offenes Canalsystem hinzukommt, in welchem durch eine

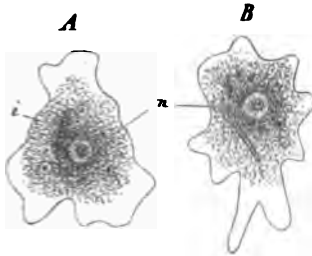


Fig. 2. Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung. *n* Kern. *i* aufgenommene Nahrung.

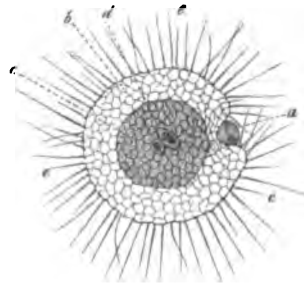


Fig. 3. Actinosphärium. *a* ein aufgenommener Bissen, welcher in die weiche Leibesmasse eingedrückt wird. *b* Corticalschichte des Körpers. *c* centrales Parenchym. *d* Nahrungsballen in dem letztern. *e* Wimpern der Corticalschichte.

contractile Blase die Saftbewegung unterhalten wird. Die Wimpern, welche diesen Infusorien eine ungleich raschere Beweglichkeit verleihen, als sie den bloß aus zähflüssiger Leibesmasse bestehenden niedersten Formen der Moneren und Rhizopoden zukommt, functioniren sichtlich zugleich als Tastorgane, und, wie es scheint, sind sie außerdem gegen Licht empfindlich. Auch der bei manchen Infusorien vorkommende rothe Pigmentfleck steht möglicher Weise zur Lichtunterscheidung in Beziehung; doch ist seine Deutung als primitives Sehorgan immerhin unsicher.

Eine eingreifendere Scheidung der Functionen und ihrer Substrate vollzieht sich bei den zusammengesetzten Organismen. Indem der Keim derselben in eine Mehrheit von Zellen sich spaltet, erscheinen diese ursprünglich noch gleichartig und zeigen demnach auch nicht selten in übereinstimmender Weise die primitive Contractilität des Protoplasmas. Aber indem diese Zellen nun weiterhin nach Stoff und Form sich verändern, und indem aus ihnen selbst und aus ihren Wachsthumsproducten die Gewebe des Pflanzen- und Thierkörpers hervorgehen, scheiden sie sich zugleich immer vollständiger in Bezug auf ihre Function. Ueber den Bedingungen, welche diesem die gesammte organische Natur umfassenden

Process der Differenzirung zu Grunde liegen, schwebt noch ein Dunkel. Wir sind hier ganz und gar beschränkt auf die Kenntniss der äußern Formumwandlungen, in denen jene Entwicklung ihren Ausdruck findet.

In der Pflanze gelangen augenscheinlich die nutritiven Functionen zu einer so mächtigen Ausbildung, dass namentlich die höhern Pflanzen ausschließlich in der Vermehrung und Neubildung organischer Substanz aufgehen. Im Thierreich dagegen besteht der Entwicklungsprocess vorwiegend in der successiv erfolgenden Scheidung der animalen von den vegetativen Functionen und in einer daran sich anschließenden Differenzirung jeder dieser Hauptrichtungen in ihre einzelnen Gebiete. Die ursprünglich gleichartige Zellenmasse des Dotters sondert sich zuerst in eine peripherische und in eine centrale Schichte von abweichender Formbeschaffenheit (Fig. 4 und 5). Dann erweitert sich der Dotterraum zur künftigen Leibeshöhle, und es bildet sich entweder bleibend oder vorübergehend (während eines

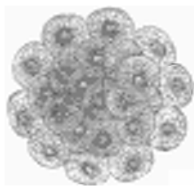


Fig. 4. Der Eidotter im letzten Stadium der Dotterfurchung.

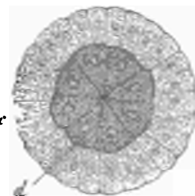


Fig. 5. Sonderung der aus der Dotterfurchung hervorgegangenen Zellenmasse in einen peripherischen und centralen Theil (*c* und *d*).

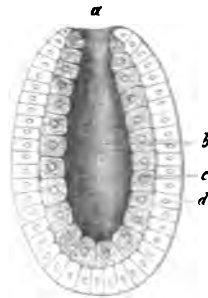


Fig. 6. Erste Differenzirung des Organismus (sogenannte Gastrulaform). *a* Mundöffnung. *b* Darmhöhle. *c* Entoderm. *d* Ektoderm.

Larvenzustandes, welcher der vollständigeren Differenzirung der Körperorgane vorangeht) eine Nahrungsöffnung, durch welche die Leibeshöhle mit der Außenwelt in Verbindung steht (Fig. 6). In diesem Stadium scheinen Empfindung und Bewegung ausschließlich an die äußere Zellenschichte, das Ektoderm, die nutritiven Functionen an die innere, das Entoderm, gebunden zu sein. Auf einer weiteren Entwicklungsstufe bildet sich dann noch zwischen beiden eine weitere Schichte von Zellen aus, das Mesoderm, dessen Herkunft aus den beiden ersteren noch nicht vollkommen aufgeklärt ist, wie denn auch darüber noch Streit besteht, ob das bei der ersten Differenzirung des Keimes entstandene Lageverhältniss der einzelnen Schichten bei allen Thieren ein bleibendes und übereinstimmendes sei. Indessen verräth sich darin jedenfalls ein gleichartiger Entwicklungsprocess, dass von den Coelenteraten an bis herauf zu

den Wirbelthieren mit der Trennung in drei Keimschichten die Differenzirung der Organe beginnt [1]). Die äußere dieser Schichten wird zur Grundlage des Nervensystems und der Sinnesorgane, die innere liefert die Ernährungsapparate, die mittlere das Gefäßsystem. Die Muskulatur (mit ihr bei den Wirbelthieren das Skelet) scheint ebenfalls aus dem Ektoderm hervorzugehen (Fig. 7) [2]).

Mit dieser Scheidung der Organe differenziren sich zugleich die ihnen angehörenden Gewebselemente. Nachdem die Scheidung in Ektoderm und

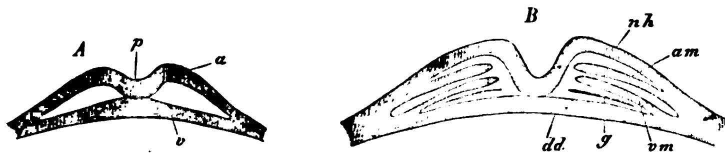


Fig. 7. Erste Sonderung der Embryonalanlage des Wirbelthierkörpers in schematischen Durchschnitten. *a* Animales Blatt (Ektoderm), *v* vegetatives Blatt (Entoderm). *nh* Nerven- und Hornblatt. *am* Animale, *vm* vegetative Muskelplatte. *dd* Darmdrüsenblatt. *g* Gefäßblatt. *p* Primitivrinne und Axenstrang (Primitivstreif).

Entoderm eingetreten ist, finden sich zunächst in den Zellen des ersteren noch die Functionen der Empfindung und Bewegung vereinigt. Als eine beginnende Scheidung dieser Hauptfunctionen hat man es wohl anzusehen, wenn, wie es bei den Hydren und Medusen geschieht, die Zellen des Ektoderm nach innen contractile Fortsätze entsenden, so dass die sensorische und motorische Function noch in je einer Zelle vereinigt bleiben, aber sich auf verschiedene Gebiete derselben vertheilen (Fig. 8) [3]). Indem nun die Eigenschaften der Empfindung und der Contractilität an besondere und auch räumlich von einander entfernt liegende Zellen übergehen, entwickeln sich außerdem verbindende Fasern, die den functionellen Zusammenhang jener Gebilde vermitteln. Gleichzeitig aber entsteht eine dritte Gattung von Zellen, welche, in die Verbindungswege

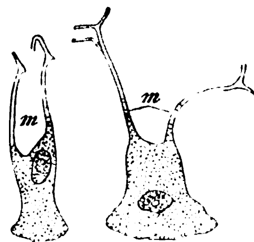


Fig. 8. Neuromuskelzellen von Hydra, nach KLEINENBERG. (Epithelmuskelzellen, HERTWIG.) *m* Muskelfortsätze.

---

1) Nur bei den niedersten Coelenteraten, den Spongien, beschränkt sich nach HAECKEL die Differenzirung des Keimes auf die Bildung der zwei ursprünglichen Keimschichten, das Ekto- und Entoderm. S. HAECKEL, Die Kalkschwämme. Berlin 1872, I. S. 469.

2) Ueber die mannigfachen Streitpunkte, die in der Lehre von der Bildung der Keimschichten noch ungeschlichtet sind, vgl. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl. Leipzig 1879. S. 98 ff.

3) KLEINENBERG, Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872, S. 21 ff. O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878, S. 157.

zwischen den Sinnes- und Muskelzellen eingeschaltet, die Function von Organen der Aufnahme und Uebertragung der Reize übernehmen. Die Sinneszellen werden nun zu äußeren Hülfsorganen, welche lediglich zur Aufnahme der physikalischen Reizvorgänge bestimmt sind und damit zugleich eine Differenzirung erfahren, die sie für die Erregung durch verschiedene Formen äußerer Bewegungsvorgänge geeignet macht. Ebenso werden die contractilen Zellen zu Hülfsorganen, welche die auf sie übertragenen Erregungen aufnehmen und in äußere Bewegungen umsetzen. Zu den Mittelpunkten der psychischen Functionen werden aber die Zellen dritter Art, die Nervenzellen, erhoben, die durch das zwischen ihnen und den Sinnes- und Muskelzellen verlaufende System der Nervenfasern den Zusammenhang jener Functionen vermitteln. Auf diese Weise bietet sich uns als einfachstes Schema eines Nervensystems die Verbindung einer central gelegenen Nervenzelle mit einer Sinneszelle auf der einen und einer contractilen Muskelzelle auf der andern Seite dar, welche, beide der Außenwelt zugekehrt, die Aufnahme von Sinneseindrücken und die motorische Reaction auf dieselben vermitteln.

Aber dieses einfachste Schema ist ohne Zweifel nirgends verwirklicht. Sobald es einmal zur Ausbildung besonderer Nervenzellen kommt, treten dieselben sofort in vielfacher Zahl auf, hinter und neben einander zu Reihen verbunden, so dass nun zahlreiche dieser Zellen erst durch die Vermittelung anderer mit den Außengebilden in Verbindung stehen. Von den Nervenzellen erster Ordnung, die wieder nach ihrem Zusammenhang mit Sinnesepithelien oder mit Muskelzellen in sensorische und motorische zerfallen, scheiden sich zunächst als Nervenzellen zweiter Ordnung diejenigen, die wahrscheinlich theils sensorische mit sensorischen, theils motorische mit motorischen, theils sensorische mit motorischen Nervenzellen verbinden können. Nothwendig ergreift mit dieser Vermehrung der centralen Elemente der Process der Differenzirung die Nervenzellen selbst. Sie gewinnen verschiedene Function je nach den Verbindungen, in die sie unter einander und mit den peripherischen Organen gebracht sind. Jene, die den Endorganen näher liegen, werden zu psychischen Hülfsfunctionen verwendet, die ohne Betheiligung des Bewusstseins, also in rein mechanischer Weise von statten gehen. Andere treten in nächste Beziehung zu den nutritiven Verrichtungen: sie unterhalten und reguliren die physiologischen Vorgänge der Secretion und der Blutbewegung; damit treten sie aus dem unmittelbaren Connex der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens, um nur noch in mittelbarer Weise, durch die mannigfachen Wechselwirkungen zwischen den nutritiven und den psychischen Functionen, auf die letzteren einen gewissen Einfluss zu gewinnen. Diese fortschreitende Differenzirung der Functionen und ihrer Substrate

innerhalb des Nervensystems findet ihren Ausdruck in der relativen Massezunahme und in der reicheren Entwicklung der nervösen Centralorgane. Bereits bei vielen der Wirbellosen, wie bei den höheren Mollusken und den Arthropoden, namentlich aber in der Classe der Wirbelthiere, tritt die dominirende Bedeutung des centralen Nervensystems schon in der frühesten Zeit der Entwicklung hervor. Unmittelbar nach der Trennung der Bildungsmassen in die zwei Schichten der Keimanlage bildet sich inmitten des Ektoderms eine nach oben offene Rinne, in deren Tiefe ein dunkler Streif, der Primitivstreif, die Körperaxe des künftigen Organismus bezeichnet (Fig. 7 und 9). Jene Rinne schließt sich später zum Rückenmark, und die vorderste, bald rascher wachsende Abtheilung derselben ist die Anlage, aus der sich das Gehirn entwickelt. Hiermit beginnen diejenigen Differenzirungen der Functionen und ihrer Substrate, deren Untersuchung die Aufgabe der folgenden Capitel sein wird. Wir werden dabei ausgehen von einer allgemeinen Betrachtung der Elemente dieser Substrate. Daran wird sich anschließen eine übersichtliche Darstellung der Formentwicklung der Nervencentren, welche der nächste Ausdruck der Differenzirung ihrer Functionen ist. Hiermit sind die Grundlagen gewonnen für die schwierige Untersuchung der Verbindungen der Elementartheile oder des Verlaufs der nervösen Leitungsbahnen innerhalb der Centralorgane. In diesen Verbindungen massenhafter Systeme von Nervenzellen unter einander und mit peripherischen Endapparaten sind endlich die Bedingungen enthalten für das Verständniss der physiologischen Function der Centraltheile. Nachdem wir so die in der Structur und Function des Nervensystems gegebenen körperlichen Grundlagen des Seelenlebens erörtert haben, wird sich schließlich die Frage nach der allgemeinen Natur und den Bedingungen der im Nervensystem wirksamen Kräfte erheben; diese letzte Frage versucht die physiologische Mechanik der Nervensubstanz zu beantworten.



Fig. 9. Fruchthof des Kaninchens mit der Embryonalanlage. *a* Primitivrinne mit dem Primitivstreif in der Tiefe. *b* Embryonalanlage. *c* Innerer leyerförmiger Theil des Fruchthofs. *d* Aeußerer kreisrunder Theil desselben.

Zweites Capitel.

Bauelemente des Nervensystems.

1. Formelemente.

In die Zusammensetzung des Nervensystems gehen dreierlei Formelemente ein: erstens Zellen von eigenthümlicher Form und Structur, die Nervenzellen oder Ganglienzellen, zweitens faserige oder röhrenförmige Gebilde, welche als Fortsätze dieser Zellen entstehen, die Nervenfasern oder Nervenröhren, und drittens eine theils feinkörnige, theils fibrilläre Substanz, Punktsubstanz genannt, die aus feinsten Verzweigungen von Nervenfasern und von Ausläufern der Nervenzellen besteht. Dazu kommt eine dem Bindegewebe zugerechnete Zwischensubstanz von theils faseriger, theils formloser Beschaffenheit, die Neuroglia. Die Nervenzellen mit der sie umgebenden fibrillären Punktsubstanz machen einen wesentlichen Bestandtheil aller Centraltheile aus. In den höheren Nervencentren sind sie aber auf bestimmte Gebiete beschränkt, die theils durch ihren größeren Reichthum an Blutcapillaren, theils durch Pigmentkörnchen, die sowohl im Protoplasma der Zellen wie in der Punktsubstanz angehäuft sind, eine dunklere Färbung besitzen. Durch die Begrenzung dieser grauen Substanz gegen die weiße oder Marksubstanz lassen sich daher leicht mit freiem Auge die zellenführenden Theile der Centralorgane erkennen. Die faserigen Elemente erstrecken sich theils als Fortsetzungen der peripherischen Nerven in die Centralorgane hinein, theils verbinden sie innerhalb dieser verschiedene Gebiete mit einander. Von solchen verbindenden Fasern ist namentlich auch die Punktsubstanz durchsetzt. Die Nervenfaser ist somit durch das ganze Nervensystem verbreitet, während die Nervenzelle auf einzelne Orte beschränkt bleibt. Beiderlei Elemente sind aber überall eingebettet in eine Kittsubstanz. Diese bildet als weiche, größtentheils formlose Masse, Neuroglia, den Träger der centralen Zellen und Fasern. Als ein festeres, sehnenähnlich gefasertes Gewebe durchzieht und umhüllt sie die peripherischen Nerven in der Form des sogenannten Neurilemma; als eine glasartig durchsichtige, sehr elastische Haut, welche nur an einzelnen Stellen Zellkerne führt, umkleidet sie endlich alle peripherischen und einen Theil der centralen Nervenröhren in der Gestalt der Schwann'schen Primitivscheide.

Diese Kittsubstanzen bilden ein stützendes Gerüste für die nervösen Elemente; außerdem sind sie die Träger der Blutgefäße, und das Neurilemma verleiht den nicht durch feste Knochenhüllen geschützten peripherischen Nerven die erforderliche Widerstandskraft gegen mechanische Einwirkungen.

Die Nervenzellen entbehren wahrscheinlich überall der eigentlichen Zellhülle. Sie stellen bald runde, bald mehreckig gestaltete Protoplasmaklumpen dar (Fig. 10), welche so außerordentliche Größenunterschiede zeigen, dass manche kaum mit Sicherheit von den kleinen Körperchen des Bindegewebes unterschieden werden können, während andere die Sichtbarkeit mit bloßem Auge erreichen und demnach zu den größten Elementarformen des thierischen Körpers gehören. Charakteristisch für sie ist der Reichthum an Pigmentkörnern, die bald ziemlich gleichmäßig im Protoplasma vertheilt sind, bald an einer Stelle vorzugsweise sich sammeln; bei den stärksten Vergrößerungen erscheint häufig der Inhalt der Zelle von feinsten Fasern durchzogen. Gegen das körnig getrübte Protoplasma contrastirt der lichte, deutlich bläschenförmige und mit einem Kernkörperchen versehene Kern. In manchen Zellen, namentlich des Sympathicus, werden mehrere Kerne beobachtet. In den Centralorganen sind die Zellen ohne weiteres in die weiche Bindesubstanz eingebettet, in den Ganglien sind sie meistens von einer bindegewebigen und elastischen Scheide umgeben, welche oft unmittelbar in die SCHWANN'sche Scheide einer abgehenden Nervenfaser sich fortsetzt (Fig. 10 *c*). Einen charakteristischen Bestandtheil der Nervenzellen bilden die Fortsätze derselben, von denen einzelne deutlich in eine Nervenfaser übergehen, während andere unmittelbar oder nach kurzem Verlauf sich in feine Fibrillen verästeln. Besonders ausgebildet findet sich dieser doppelte Typus an vielen größeren Nervenzellen im Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere, wo

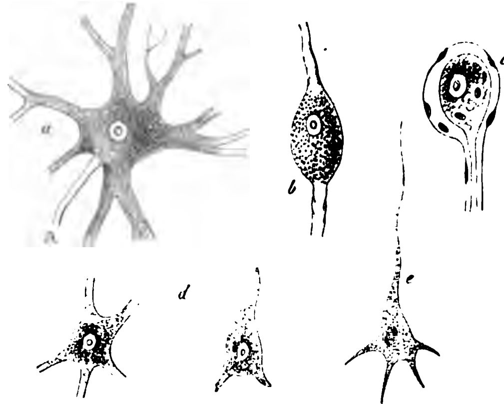


Fig. 10. Nervenzellen von verschiedener Form. *a* Vielstrahlige Zelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks, mit einem Axenfortsatz (α) und zahlreichen sogen. Protoplasmafortsätzen. *b* Bipolare Ganglienzelle aus dem Spinalganglion eines Fisches. *c* Zelle aus einem sympathischen Ganglion. *d* Zellen aus dem gezahnten Kern des kleinen Gehirns. *e* Pyramidalzelle aus der Großhirnrinde.

ein einziger stärkerer Fortsatz, der von Deiters so genannte Axenfortsatz Fig. 10*a*), aus dem Centrum der Zelle hervorkommt und direct in eine Nervenfaser übergeht, wogegen eine Menge sich alsbald verzweigender feinerer Fortsätze, die Protoplasmafortsätze (wegen ihrer Verzweigungs- und Ursprungsweise auch Dendriten oder Collateralen genannt) aus der Peripherie der Zelle entspringen [1]). Statt aus der Nervenzelle selbst können jedoch Nebenfortsätze auch aus dem Axen- oder Hauptfortsatz entspringen. Dies findet namentlich immer dann statt, wenn die Nervenzelle nur einen Fortsatz entsendet. Aus solchen unipolaren Zellen besteht fast ganz das Centralnervensystem der Wirbellosen; bei den Wirbelthieren kommen sie wahrscheinlich nur im Sympathicus vor. Die aus der Spaltung der Fortsätze hervorgegangenen Fibrillen bilden den Hauptbestandtheil der zwischen den Nervenzellen gelegenen Punktsubstanz, in der sie in nahe Berührung unter einander treten, ohne aber jemals zu anastomosiren.

Nicht weniger wie die Nervenzellen wechseln die Nervenfasern in ihrer Formbeschaffenheit (Fig. 11). Der größte Theil der Cerebrospinal-

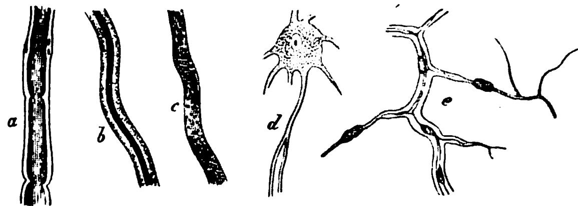


Fig. 11. Nervenfasern. *a* Cerebrospinale Nervenfaser mit Primitivscheide, Markscheide und breitem Axencylinder. *b* Eine ähnliche Faser, deren Axenfaden durch Collodium zur Gerinnung gebracht ist. *c* Sympathische Nervenfaser ohne Markscheide mit feinstreifigem Inhalt und einer mit Kernen besetzten Primitivscheide. *d* Centraler Ursprung einer Nervenfaser. *e* Peripherische Endigung einer solchen (Verzweigungen einer Hautnervenfaser).

nervenfasern der Wirbelthiere zeigt drei Hauptbestandtheile: einen central gelegenen cylindrischen Faden, den Axencylinder, eine diesen umhüllende Substanz, welche durch einen Zersetzungsprocess nach dem Tode sich in wulstförmigen Massen ausscheidet, die Markscheide, und endlich die die letztere umhüllende Schwann'sche Primitivscheide. Von diesen drei Bestandtheilen ist der Axencylinder der wesentlichste. In der Regel treten die Nervenfasern als hüllenlose Axencylinder aus Nervenzellen her-

---

1) Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig 1865, S. 53 f.

vor. Erst weiterhin werden sie von der Markscheide, in noch späterem Verlauf von der SCHWANN'schen Primitivscheide umkleidet. Die meisten centralen Nervenfasern besitzen noch eine Markscheide, aber keine Primitivscheide; in der grauen Substanz hört vielfach auch die Markscheide auf (Fig. 11 *d*). In andern Fällen, namentlich an den peripherischen Endigungen und im Gebiet des sympathischen Nervensystems, ist der Axencylinder unmittelbar, ohne zwischengelegenes Mark, von der mit Kernen besetzten Primitivscheide umgeben (*c*). Die nämliche Beschaffenheit besitzen durchweg die Nervenfasern der Wirbellosen. Auch in den peripherischen Endorganen bleiben als letzte Endzweige der Nerven meistens nur noch schmale Axenfasern übrig, die sich büschelförmig verzweigen (*e*).

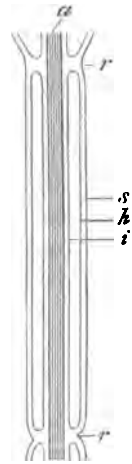


Fig. 12. Structurschema einer markhaltigen Nervenfaser. *a* Axencylinder. *s* SCHWANN'sche Primitivscheide. *rr* RANVIER'sche Einschnürungen. *hi* Hornscheiden nach KÜHNE.

Unter den genannten drei Hauptbestandtheilen der Nervenfaser besitzen die beiden inneren, die Markscheide und der Axencylinder, eine zusammengesetzte Structur. Zunächst zeigt die Verfolgung einer Nervenfaser über größere Strecken ihres Verlaufs, dass das Mark nicht stetig den Axenfaden überzieht, sondern dass dasselbe durch Einschnürungen der Primitivscheide, die sich in ziemlich regelmäßigen Abständen wiederholen, in einzelne durch Querfächer getrennte cylindrische Stücke zerfällt, welche, da jedes dieser Stücke in seiner Hülle nur e i n e n Zellkern zu führen pflegt, den Zellen, aus deren Verwachsung die ganze Faser hervorging, zu entsprechen scheinen (Fig. 12). Innerhalb eines so durch zwei Querringe (*r*) begrenzten Faserabschnitts soll nach einigen Beobachtern noch eine doppelte Hülle aus einer dem epithelialen Gewebe verwandten Substanz den Axenfaden von der Markscheide trennen (*h i*) [1]). Von andern wird das Vorhandensein dieser Zwischenmembranen in der lebenden Nervenfaser bezweifelt [2]). Während so die Markscheide in getrennte Theile zerfällt, scheint der Axencylinder ununterbrochen von dem Ursprungs- bis zum Endigungspunkt der Faser zu verlaufen. Er zeigt sich aus zahlreichen P r i m i t i v f i b r i l l e n zusammengesetzt, welche ihm an vielen Stellen,

1) EWALD und KÜHNE, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, n. F. I, 5. TH. RUMPF, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg, II, S. 132 f. Heidelberg 1878.

2) TH. W. ENGELMANN, PFLÜGER's Archiv XXII, S. 1 ff. KÖLLIKER, Ztschr. f. wiss. Zool. XLIII, S. 1 ff.

namentlich an seinen Ursprungsorten aus Nervenzellen, ein feingestreiftes Ansehen verleihen[1]). Bei den oben erwähnten, in der peripherischen Ausbreitung der Nerven vorkommenden Theilungen des Axencylinders treten demnach die Primitivfibrillen, die ihn zusammensetzen, in einzelne Bündel auseinander.

Der Ursprung der Nervenfasern aus den Nervenzellen ist noch nicht in allen Beziehungen aufgeklärt. Sicher steht nur, dass der Axen- oder Hauptfortsatz direct in den Axencylinder einer peripherischen Nervenfaser übergeht, während die Protoplasma- oder Nebenfortsätze in der Punktsubstanz der Centralorgane in feinste Fibrillen sich auflösen. Man vermuthet, dass diese verschiedene Ursprungsweise mit der Function der Nervenfasern in Beziehung steht, indem die Axenfortsätze die centrifugale, die Protoplasmafortsätze die centripetale Leitung vermitteln sollen. Hiernach würden in den Hauptfortsätzen Erregungen geleitet, die von den Nervenzellen ausgehen, in den Protoplasmafortsätzen solche, die ihnen zufließen. Von den Fibrillen der Punktsubstanz muss demnach angenommen werden, dass sie sich wieder zu Nervenfäden sammeln, die entweder mit andern Nervenzellen in Verbindung stehen oder in peripherische wahrscheinlich centripetal leitende Fasern übergehen. Für das diesen Annahmen zu Grunde liegende Schema des doppelten Ursprungs der Nervenfasern ist der Nachweis namentlich erbracht bei den Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks, sowie bei den größeren Nervenzellen der Rinde des großen und des kleinen Gehirns und in vielen Ganglien von Wirbellosen, bei welchen letzteren der aus den durchweg unipolaren Nervenzellen entspringende Hauptfortsatz dem Axenfaden entspricht, dabei aber Nebenfortsätze entsendet, die in dem Fibrillennetz der nervösen Zwischensubstanz endigen (Fig. 13).



Fig. 13. Punktsubstanz mit durchsetzenden Nervenfasern und unipolaren Ganglienzellen aus einem Abdominalganglion des Flusskrebses (Astacus fluv.), nach G. Retzius.

Ein directer Zusammenhang verschiedener Zellen durch verbindende Fortsätze, früher vielfach angenommen, scheint nirgends stattzufinden[2]),

1) Max Schulze, Stricker's Gewebelehre. S. 108 f. Leipzig 1871.
2) Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark. S. 67.

ein negatives Resultat, welches wahrscheinlich davon herrührt, dass die Ganglienzellen nur durch das Fibrillensystem der Punktsubstanz mit einander verbunden sind. Dagegen steht die vorhin erwähnte doppelte Ursprungsweise der Nervenfasern und ihre functionelle Bedeutung sichtlich in offenbar engem Zusammenhang mit der entwicklungsgeschichtlichen Thatsache, dass die motorischen Wurzelfasern überall direct aus den Axenfäden von Nervenzellen des Centralorgans hervorgehen, während die sensibeln außerhalb desselben in den Zellen besonderer, den peripherischen Nerven anliegender Gebilde, der Ganglien, entstehen, wobei diese peripherischen Ganglienzellen einerseits nach dem Centralorgan, anderseits in den peripherischen Nerven Fortsätze entsenden [1].

Weit mannigfaltiger noch als der centrale Ursprung gestaltet sich die peripherische Endigung der Nerven, insbesondere verhalten sich hier wieder die beiden für die psychischen Functionen hauptsächlich in Betracht kommenden Endigungsformen, die der sensibeln und der motorischen Nerven, wesentlich verschieden. In den Sinnesorganen scheinen die Fasern vielfach zunächst mit peripherischen Ganglienzellen in Verbindung zu treten, die Endfibrillen aber stets in mehr oder minder umgewandelte Epithelgebilde sich einzusenken. Die verschiedenen Gestaltungen dieser Sinnesepithelien werden wir an einer späteren Stelle näher ins Auge fassen, da dieselben zu der Entwicklung der qualitativen Empfindungsunterschiede sichtlich in naher Beziehung stehen [2].

Die Endigung in den Muskeln zeigt theils nach der Beschaffenheit des Muskelgewebes, theils nach der Stellung der Thiere wieder mannigfache Unterschiede. So breiten sich in den glatten Muskeln des Darms und anderer vegetativer Organe die Terminalfibrillen vielfach sich spaltend zwischen den einzelnen Muskelzellen aus, um schließlich in dieselben einzudringen und nach J. Arnold in dem Kernkörperchen zu endigen [3]. In den quergestreiften Muskeln der Wirbellosen und mancher niederer Wirbelthiere scheinen noch gewisse Annäherungen an dieses Verhalten vorzukommen, insofern auch hier reichliche Spaltungen der Fibrillen zu sehen sind, bevor dieselben in die einzelnen Muskelelemente eindringen, während zugleich in den letzteren besondere Endgebilde nicht nachzuweisen oder wenig entwickelt sind. Dagegen finden sich solche regelmäßig in den Muskeln der Reptilien, Vögel und Säugethiere. Nachdem die Endfasern nur geringe Spaltungen erfahren, durchbohren sie hier die

1) W. His, Abhandl. der sächs. Ges. d. W. Math.-phys. Cl. XIX, 6. 359 ff.
2) Vergl. unten Cap. VII.
3) J. Arnold, Stricker's Gewebelehre S. 142.

glashelle elastische Hülle des Muskelfadens, das sogenannte Sarkolemma, um in einer eigenthümlichen Anschwellung, der Endplatte, zu endigen (Fig. 14). Die letztere zeigt eine feinkörnige Grundmasse, in der einzelne Kerne vorkommen, die den sonstigen Muskelkernen gleichen. Ob der Axencylinder in der Endplatte verschwindet oder weiter in das Innere des Muskelfadens sich fortsetzt, wie Manche glauben, ist eine noch offene Frage. Ebenso ist die Bedeutung heller Netze, die man in den Endplatten mancher Thiere beobachtet hat, und die von der eindringenden Nervenfaser auszugehen scheinen, noch unaufgeklärt[1]).

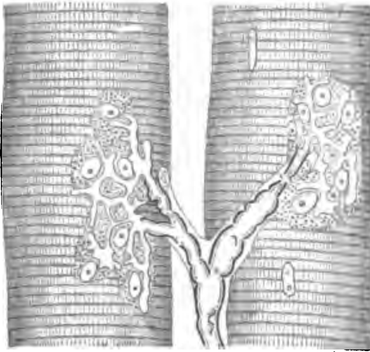


Fig. 14. Eine sich theilende motorische Faser und zwei Endplatten von der Eidechse. Nach KÜHNE.

Die oben erörterten Unterschiede der Nervenfortsätze der Ganglienzellen sind, nachdem DEITERS die erste hierhergehörige Entdeckung an den großen Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks gemacht, in neuerer Zeit, namentlich von GOLGI[2]), KÖLLIKER[3]), NANSEN[4]), W. HIS[5]), G. RETZIUS[6]), und RAMÓN Y CAJAL[7]) erforscht worden. Während jedoch GOLGI und NANSEN in den Protoplasmafortsätzen oder Dendriten (HIS) nur nutritive Elemente vermutheten und außerdem GOLGI die Fasern der Punktsubstanz für ein System netzförmiger anastomosirender Verzweigungen hielt, erklären sich die andern Beobachter für die nervöse Natur jener Fortsätze und konnten das Vorkommen von Anastomosen in der Punktsubstanz nicht bestätigen.

In functioneller Beziehung stellte GOLGI die Hypothese auf, dass die Axenfortsätze ausschließlich in motorische Nervenfasern übergingen, aus der Punktsubstanz aber sensible Nerven ihren Ursprung nähmen. Hiernach würde, da er die Protoplasmafortsätze für nicht nervöser Natur hält, ein Zusammenhang sensibler und motorischer Fasern nicht in irgendwelchen Nervenzellen, sondern nur in dem Fibrillensystem der Punktsubstanz, und zwar wahrscheinlich durch bloßen Contact der Fasern, stattfinden. Statuirt man dagegen die nervöse Natur der Protoplasmafortsätze, so würde, wie namentlich RAMÓN Y CAJAL ausgeführt hat, anzunehmen sein, dass zwar alle centripetal leitenden Nervenfasern zunächst in der Punktsubstanz sich in Fibrillen auflösen, dann aber wieder mittelst der Protoplasmafortsätze in Nervenzellen einmünden.

1) TH. W. ENGELMANN, Untersuchungen über den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser. Leipzig 1863. W. KÜHNE, STRICKER's Gewebelehre S. 147.
2) Arch. ital. de biologie, III, p. 285, IV, p. 32. Anatom. Anzeiger 1890, Nr. 13—15.
3) Verhandl. der anatom. Gesellschaft. Jena 1891.
4) Jenaische Ztschr. f. Naturw. XXI, S. 267 ff.
5) Abh. der kgl. s. Ges. der Wiss. Math.-phys. Cl. XV, S. 361 ff. Archiv f. Anatomie. 1890. Suppl.-Bd. S. 95 ff.
6) RETZIUS, Biologische Untersuchungen. N. F. I, S. 47, II, S. 25 ff.
7) Riv. di Ciencias Méd. de Barcelona, 1891. Nr. 22, 23.

Zugleich können in diesem Falle die Ausdrücke centripetal und centrifugal nicht als identisch mit sensitiv und motorisch betrachtet werden, sondern sie beziehen sich jeweils nur auf die Zellen, mit denen die Fasern in Verbindung stehen. Centripetal in diesem Sinne sind Leitungswege, die bestimmten Nervenzellen Erregungen zuführen, centrifugal solche, die Erregungen von ihnen wegführen. Demgemäß werden zwar die peripherischen sensiblen Nerven im allgemeinen einem centripetalen, die motorischen einem centrifugalen System angehören. Innerhalb der centralen, zwischen verschiedenen Gangliensystemen sich erstreckenden Leitungswege werden aber ebensowohl Fasern, die in Bezug auf ihren nächsten Zellenursprung centrifugal sind, möglicherweise einen sensorischen, wie andere, die in derselben Beziehung centripetal sind, einen motorischen Charakter besitzen können.

Die functionelle Bedeutung der die Nervenfaser zusammensetzenden Gewebselemente ist zum Theil noch unaufgeklärt. In den bindegewebigen und epithelialartigen Nervenscheiden wird man zweifellos Schutzhüllen zu sehen haben, der Markscheide dagegen dürfte, namentlich im Hinblick auf die unten zu erwähnenden chemischen Bestandtheile derselben, eine nutritive Function zuzuschreiben sein, analog wie innerhalb der Muskelbündel dem die Muskelfibrillen umgebenden Sarkoplasma. Die Axenfasern sind demnach die allein für die eigentliche Nervenfunction maßgebenden Bestandtheile. Sie scheinen in den verschiedensten centralen Gebieten von wesentlich übereinstimmender Beschaffenheit zu sein. Selbst die Durchmesserunterschiede derselben dürften nur in den äußern Bedingungen der Nervenausbreitung ihre Ursache haben. Wenn z. B. die Axenfasern der motorischen Nerven durchweg dicker sind als die der sensibeln, so ist dies wahrscheinlich nur darin begründet, dass dort eine größere Anzahl von Primitivfibrillen in eine Faser zusammengefasst ist. Den Grund dieses Verhältnisses kann man dann darin vermuthen, dass bei der Innervation der Muskeln, wie das Phänomen der unwillkürlichen Mitbewegung lehrt, meist eine größere Zahl von Leitungselementen gemeinsam functionirt, während der Bau und die Function der Sinnesorgane eine schärfere Scheidung der Erregungen erforderlich machen. Auf entsprechende Unterschiede der gesammten Organisation könnte vielleicht selbst die Thatsache zurückgeführt werden, dass bei den Wirbellosen die Axenfasern im allgemeinen erheblich breiter sind als bei den Wirbelthieren. Nach allem diesem ist es nicht unwahrscheinlich, dass die einzelne Primitivfibrille überall eine wesentlich gleichartige Beschaffenheit besitzt, und dass demnach die functionellen Unterschiede dieser die verschiedenen Theile des Centralorgans unter einander und mit peripherischen Organen verbindenden elementaren Leitungsapparate nur in der Beschaffenheit der Organe, die sie verbinden, nicht in ihnen selbst ihren Grund haben. Uebrigens lässt sich eine ähnliche Erwägung auch bezüglich der Nervenzellen nicht zurückweisen, da diese zwar mannigfache Größenunterschiede darbieten, in ihrer elementaren Structur aber von wesentlich übereinstimmender Beschaffenheit zu sein scheinen, so dass auch ihre Function nicht durch specifische Eigenthümlichkeiten, sondern durch die physiologische Bedeutung der peripherischen Organe, mit denen sie durch die Nervenfasern verbunden sind, bedingt zu sein scheinen. So ergibt sich schon aus den Structurverhältnissen für das später zu begründende Princip der Indifferenz der Function der nervösen Elemente eine gewisse Wahrscheinlichkeit[1]).

1) Vergl. unten Cap. V.

2. Chemische Bestandtheile.

Die chemischen Baustoffe, aus welchen sich die Formelemente des Nervensystems zusammensetzen, sind bis jetzt nur mangelhaft erkannt. Der größte Theil der Umhüllungs- und Stützgewebe, nämlich das Neurilemma, die Primitivscheide und theilweise die Neuroglia der Nervencentren, gehört in die Classe der leimgebenden und der elastischen Stoffe. Nur die das Mark umgebende Hornscheide soll aus einer dem Hornstoff der Epithelialgewebe verwandten Substanz bestehen, die man Neurokeratin genannt hat[1]. Die eigentliche Nervenmasse ist ein Gemenge von Körpern, von denen mehrere in ihren Löslichkeitsverhältnissen den Fetten ähnlich sind, während sie in ihrer chemischen Constitution mannigfach abweichen. Außer in der Nervensubstanz sind sie in den Blut- und Lymphkörpern, im Eidotter, Sperma und in geringerer Menge noch in manchen andern Flüssigkeiten gefunden worden. Der wichtigste dieser Stoffe ist das Lecithin, ein sehr zusammengesetzter Körper, in welchem die Radicale von Fettsäuren, der Phosphorsäure und des in den meisten thierischen Fetten enthaltenen Glycerins mit einander gepaart und mit einer starken Aminbase, dem Neurin, verbunden sind[2]. Das Lecithin zeichnet sich einerseits vermöge des hohen Kohlen- und Wasserstoffgehalts durch seinen bedeutenden Verbrennungswerth, anderseits vermöge der complexen Beschaffenheit, die es besitzt, durch seine leichte Zersetzbarkeit aus. Neben ihm findet sich ein in seiner Constitution noch unerforschter Körper, das Cerebrin, welches, da es sich beim Kochen mit Säuren in eine Zuckerart und andere unbekannte Zersetzungsproducte spaltet, zu den stickstoffhaltigen Glycosiden gerechnet wird[3]. Endlich geht Cholesterin[4], ein fast in allen Geweben und Flüssigkeiten vorkommender fester Alkohol von hohem Kohlenstoffgehalt, in ziemlich reichlicher Menge in die Zusammensetzung des Nervengewebes ein. Auch das Cerebrin und Cholesterin besitzen einen bedeutenden Verbrennungswerth, doch sind sie weniger leicht zersetzbar als das Lecithin. Neben diesen

---

1) EWALD und KÜHNE, Verhandl. des naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg, n. F. I, 5.

2) Die Constitution des gewöhnlichen Lecithins ist nach DIAKONOW $C_{44}H_{90}NPO_9$ = Distearylglycerinphosphorsäure + Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd (Neurin). Nach STRECKER können aber noch andere Lecithine entstehen, indem an Stelle des Radicals der Stearinsäure andere Fettsäureradicale treten.

3) Nach W. MÜLLER hat das Cerebrin die (empirische) Zusammensetzung $C_{37}H_{33}NO_3$.

4) $C_{26}H_{44}O$.

Substanzen enthält das Nervengewebe in beträchtlicher Quantität Stoffe, die man in die Classe der Eiweißkörper rechnet, deren Constitution und chemisches Verhalten aber noch kaum erforscht sind. Wir wissen nur, dass die Hauptmasse der die Eiweißreaction gebenden Stoffe in fester gequollener Form im Gehirn und in den Nerven vorkommt, und dass sie durch ihre Löslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren die nächste Aehnlichkeit mit dem wichtigsten eiweißartigen Bestandtheil der Milch, dem Caseïn, zeigt.

Ueber den physiologischen Zusammenhang aller dieser Bestandtheile besitzen wir keine Aufschlüsse. Ebenso ist über die Vertheilung derselben in den einzelnen Elementartheilen des Nervengewebes wenig bekannt. Sichergestellt ist nur, dass in den peripherischen Nervenfasern der Axenfaden die allgemeinen Kennzeichen der Eiweißstoffe darbietet, während die Markscheide in ihrem physikalischen Verhalten ganz und gar einem in Wasser gequollenen Gemenge von Lecithin und Cerebrin gleicht. Ebenso besteht in den Ganglienzellen der Kern nach seinem mikrochemischen Verhalten wahrscheinlich aus einer complexen eiweißähnlichen Substanz, während in dem Protoplasma eiweißähnliche Stoffe mit Lecithin und seinen Begleitern gemengt sind. Dieselben Bestandtheile scheinen dann theilweise in die Intercellularsubstanz einzudringen.

Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass die Nervensubstanz der Sitz einer chemischen Synthese ist, in Folge deren aus den durch das Blut zugeführten complexen Nahrungsstoffen schließlich noch complexere Körper hervorgehen, welche zugleich durch ihren hohen Verbrennungswerth eine bedeutende Summe disponibler Arbeit darstellen. Zunächst zeugt für diese Richtung des Nervenchemismus das Auftreten des Lecithins in so bedeutenden Mengen, dass eine Entstehung desselben an Ort und Stelle offenbar wahrscheinlicher ist, als eine Ablagerung aus dem Blute. Als Muttersubstanzen des Lecithins und der es begleitenden, vielleicht als Nebenproducte entstehenden Körper sind hierbei wohl die eiweißähnlichen Stoffe der Ganglienzelle und des Axencylinders anzusehen. Dass in thierischen Elementartheilen einfachere Eiweißstoffe in zusammengesetztere übergeführt werden können, ist kaum mehr zu bezweifeln. Abgesehen von den bereits sicher beobachteten Synthesen innerhalb des Thierkörpers[1]) spricht hierfür insbesondere auch die Thatsache, dass phosphorhaltige Substanzen, welche sonst den Albuminaten in ihrer Zusammensetzung und in ihrem chemischen Verhalten ähnlich sind, unter Verhältnissen vorkommen, welche eine Bildung derselben innerhalb der

---

1) E. Baumann, Die synthetischen Processe im Thierkörper. Habilitationsrede. Berlin 1878.

thierischen Zelle äußerst wahrscheinlich machen. Ein phosphorhaltiger Körper dieser Art scheint insbesondere der Hauptbestandtheil der Zellenkerne zu sein, das Nucleïn[1]). Solche phosphorhaltige eiweißähnliche Stoffe sind, wie HOPPE-SEYLER vermuthet, Zwischenstufen zwischen dem eigentlichen Eiweiß und den Lecithinkörpern. Sie scheinen häufige Begleiter der Eiweißstoffe, namentlich des Caseïns zu sein[2]). Hiernach darf man vorläufig wohl vermuthen, dass in der Ganglienzelle zunächst complexe eiweißähnliche Körper sich bilden; vielleicht ist auch der Axencylinder aus solchen zusammengesetzt. Als ein zweiter bereits auf einer Spaltung beruhender Vorgang würde dann die Bildung des Lecithins und der andern leicht verbrennlichen Nervenstoffe zu betrachten sein. Der ganze Chemismus der Nervensubstanz ist aber augenscheinlich auf die Bildung von Verbindungen gerichtet, in welchen sich ein hoher Verbrennungs- oder Arbeitswerth anhäuft. In diesem Punkte stimmt unsere Kenntniss der chemischen Bestandtheile des Nervensystems vollständig mit den Anschauungen überein, zu denen die physiologische Mechanik desselben geführt wird[3]).

Drittes Capitel.

Formentwicklung der Nervencentren.

1. Allgemeine Uebersicht.

Die früheste Entwicklungsstufe des centralen Nervensystems der Wirbelthiere haben wir bereits in jener ersten Sonderung des Keimes kennen gelernt, welche als ein dunkler Streif die Stelle des Rückenmarks und damit zugleich die Körperaxe des künftigen Organismus bezeichnet (Fig. 9, S. 31). Die weitere Folge der Entwicklungszustände lässt sich nun auf doppeltem Wege beobachten: entweder indem man unmittelbar die Genese eines höheren Wirbelthieres von der ersten Anlage an bis zu vollendeter Ausbildung verfolgt, oder indem man die Classen und Ord-

1) MIESCHER in HOPPE-SEYLER's Physiologisch-chemischen Untersuchungen, 4. S. 452.
2) LUBAVIN ebend. S. 463.
3) Vergl. Cap. VI.

nungen der Wirbelthiere von den niedersten bis zu den höchsten Stufen der Formentwicklung vergleichend an einander reiht. Beide Wege, der entwicklungsgeschichtliche und der vergleichend-anatomische, fallen zwar keineswegs vollständig zusammen, da in der Reihenfolge der Organismen eine größere Mannigfaltigkeit der Formbildung herrscht, als in der Entwicklung des einzelnen Wesens. Nichts desto weniger wird hier wie dort im allgemeinen das nämliche Entwicklungsgesetz gewonnen, indem die früheren Zustände der höheren Wirbelthiere den bleibenden Organisationsstufen der niedrigeren ähnlich sind. Wir werden beide Wege der genetischen Betrachtung gleichzeitig benützen. Denn die Entwicklungsgeschichte allein kann darüber Aufschluss geben, wie ein Zustand aus dem andern hervorgegangen ist; nur die vergleichende Anatomie aber vermag Andeutungen über die physiologische Function der Theile zu bieten, da die Stufen der Organisation sich bleibend fixirt haben müssen, wenn zugleich das physiologische Verhalten der Wesen unserer Betrachtung zugänglich sein soll.

Die Uranlage des centralen Nervensystems entwickelt sich, nachdem der Fruchthof durch rascheres Längenwachsthum eine ovale Gestalt angenommen hat. Es faltet sich dann zu beiden Seiten des Primitivstreifs das äußerste Blatt der Keimscheibe zu zwei leistenförmigen Erhebungen, welche eine Rinne zwischen sich lassen. Diese Rinne, die Primitivrinne, ist die Anlage des künftigen Rückenmarks (*p* Fig. 7, S. 29). Indem die Seitentheile derselben sich in raschem Wachsthum zuerst erheben und dann einander nähern, schließt sich die Rinne zu einem Rohr, dem Medullarrohr, in dessen Höhle aus den ursprünglichen Bildungszellen die Entwicklung des Rückenmarks von statten geht. Das letztere enthält bei allen Wirbelthieren einen seine Längsaxe einnehmenden Rest der ursprünglichen Höhle, den Centralcanal, welcher zunächst von grauer Substanz umgeben ist, die ihrerseits wieder von einer weißen Markhülle bedeckt wird, aus der in fächerförmiger Anordnung die Wurzeln der Rückenmarksnerven hervortreten.

Die erste Anlage des Gehirns entsteht, indem das vordere Ende des Medullarrohrs schneller zu wachsen beginnt, wodurch sich eine blasenförmige Auftreibung desselben, das primitive Hirnbläschen bildet, die sich sehr bald in drei Abtheilungen, das vordere, mittlere und hintere Hirnbläschen, gliedert (Fig. 15). Theils die genetischen, theils die späteren functionellen Beziehungen dieser ursprünglichen Hirntheile legen den Gedanken nahe, dass, wie die Entwicklung des Gehirns überhaupt, so auch diese Dreitheilung, welche allen Wirbelthieren gemeinsam ist, in nächstem Zusammenhang steht mit der Entwicklung der drei vorderen Sinneswerkzeuge: die nervöse Anlage der Geruchsorgane wächst

nämlich unmittelbar aus dem vordern Ende der ersten, die der Gehörorgane aus den Seitentheilen der dritten Hirnblase heraus; die Augen entstehen zwar anscheinend als Wachsthumsproducte des Vorderhirns, doch machen es physiologische Thatsachen zweifellos, dass das Mittelhirn die nächsten Ursprungszellen der Sehnerven enthält.

Von den drei ursprünglichen Hirnabtheilungen erfahren die erste und dritte, das Vorder- und Hinterhirn, die wesentlichsten Veränderungen.

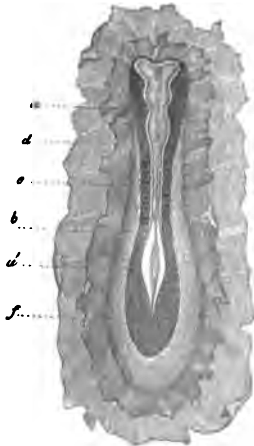


Fig. 15. Embryonalanlage eines Hundeeies n. Bischoff. *a* Medullarrohr mit den drei Hirnblasen an seinem vorderen Ende. *a'* Erweiterung des Medullarrohres in der Lendengegend (sinus rhomboidalis). *b* Anlage der Wirbelsäule. *c* Anlage der Körperwand. *d* Trennungsstelle des oberen und mittleren Blattes der Keimblase. *f* das untere Blatt derselben.

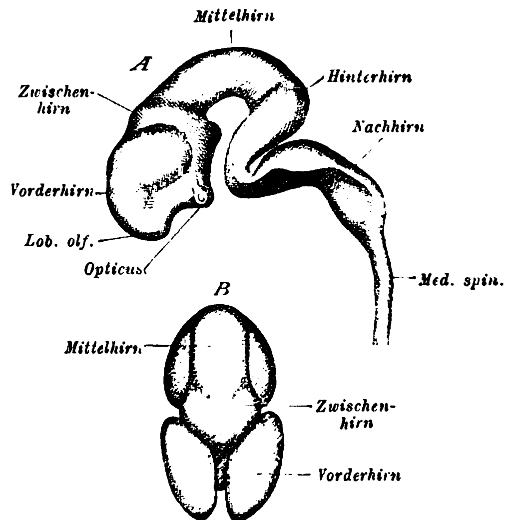


Fig. 16. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo, 3mal vergr. *A* seitliche, *B* obere Ansicht. Nach Mihalkovics.

Beide zeigen nämlich bald an ihrem vorderen Ende ein gesteigertes Wachsthum und gliedern sich hierdurch jedes in ein Haupt- und ein Nebenbläschen. Das frühere Vorderhin besteht nun aus Vorder- und Zwischenhirn, das frühere Hinterhirn aus Hinter- und Nachhirn (Fig. 16). Unter den so entstandenen fünf Hirnabtheilungen entspricht das Vorderhirn den künftigen Großhirnhemisphären, das Zwischenhirn wird zu den Sehhügeln (thalami optici), aus dem einfach gebliebenen Mittelhirn entwickeln sich die Vierhügel des Menschen und der Säugethiere, die Zweihügel oder lobi optici der niederen Wirbelthiere, das Hinterhirn wird zum Kleinhirn (Cerebellum), das Nachhirn zum verlängerten Mark. Vorn ist das Zwischenhirn, hinten das Nachhirn als Stammbläschen zu betrachten, aus welchem

dort das Vorderhirn, hier das Hinterhirn als Nebenbläschen hervorgewachsen sind. Die aus den drei Stammbläschen, Nach-, Mittel- und Zwischenhirn, sich entwickelnden Gebilde, also das verlängerte Mark, die Vier- und Sehhügel mit den unter ihnen aus dem Mark aufsteigenden Faserbündeln, nennt man auch noch im ausgebildeten Gehirn den Hirnstamm und stellt ihnen die Gebilde des ersten und des vierten Hirnbläschens, die Großhirnhemisphären und das Cerebellum. als Hirnmantel gegenüber, weil diese Theile an den höher organisirten Gehirnen einem Mantel ähnlich den Hirnstamm umhüllen [1]).

Die sämmtlichen Hirnbläschen sind, gleich dem Medullarrohr, dessen Erweiterungen sie darstellen, von Anfang an Hohlgebilde, und zwar sind sie zunächst nach außen geschlossen, communiciren aber unter einander sowie nach rückwärts mit der Höhle des Medullarrohrs. Mit der Entwicklung der beiden Nebenbläschen aus dem vordern und hintern Stammbläschen ändert sich dies. Nun reißt nämlich die Decke der letzteren der Länge nach entzwei. Es entstehen so zwei genau in der Medianlinie gelegene spaltförmige Oeffnungen, eine vordere und eine hintere, durch welche die Höhlen des vordern und des hintern Stammbläschens freigelegt werden. Durch den vorderen Deckenriss wird das Vorderhirn in seine beiden Hemisphären gespalten und das Zwischenhirn nach oben geöffnet, während das in seinem Wachsthum zurückbleibende Mittelhirn nur durch eine Längsfurche in zwei Hälften sich scheidet. Der hintere Deckenriss erfolgt an der Stelle, wo das Medullarrohr in das Gehirn übergeht. Das Hinterhirn oder Cerebellum, welches unmittelbar vor dieser Stelle hervorwächst, ist anfänglich vollständig in zwei Hälften geschieden, verwächst aber später in seiner Mittellinie. Durch jene beiden Spalten dringen in die Hirnhöhlen Blutgefäße ein, welche, indem sie die erforderliche Stoffzufuhr vermitteln, das weitere Wachsthum und die gleichzeitige Verdickung der Wandungen mittelst Ablagerung von Nervensubstanz von innen her möglich machen.

Die bis dahin erreichte Entwicklung entspricht im wesentlichen der bleibenden Organisation des Gehirns der niedersten Wirbelthiere, der Fische und nackten Amphibien (Fig. 17 und 18). Das ursprüngliche Vorderhirnbläschen ist hier meistens in zwei fast ganz getrennte Hälften geschieden, die beiden Großhirnhemisphären, die nur noch an einer kleinen Stelle ihres Bodens zusammenhängen. Das vordere Stammbläschen oder Zwischenhirn ist in zwei paarige Hälften, die Sehhügel oder thalami optici, gespalten, welche mit ihrer Basis verwachsen bleiben. Das Hinterhirn oder Cerebellum bildet meistens eine schmale unpaare Leiste, an der jede Spur einer Trennung verschwunden ist. An dem Nachhirn oder verlängerten

1) Vergl. Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig 1878, S. 25 ff.

Mark hat der hintere Deckenriss eine rautenförmige Vertiefung gebildet, unter welcher die Hauptmasse des Organs ungetrennt bleibt.

Mit der Gliederung des Gehirns in seine fünf Abtheilungen verändert sich zugleich die Form der ursprünglich eine einfache Erweiterung des medullaren Centralcanals darstellenden Hirnhöhle. Diese trennt sich entsprechend der Gliederung des Hirnbläschens zuerst in drei, dann in fünf Abtheilungen, und in Folge der Spaltung der Hemisphären wird die vorderste derselben noch einmal in zwei symmetrische Hälften, die beiden

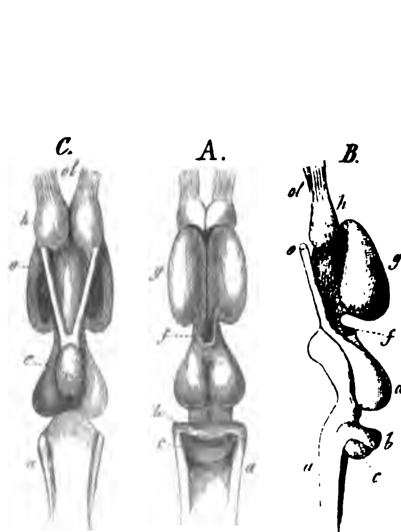


Fig. 17. Gehirn von Polypterus bichir nach J. Müller. *A* von oben, *B* seitlich, *C* von unten. *h* Riechlappen. *g* Großhirn. *f* Zwischenhirn (thalami). *d* Zweihügel (lobi optici). *bc* Kleinhirn. *a* Verl. Mark. *e* Hirnanhang (hypophysis) mit den lobi inferiores. *ol* Nerv. olfactorius. *o* Nerv. opticus.

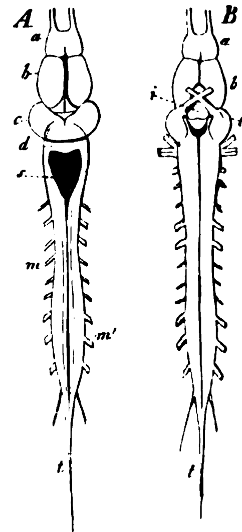


Fig. 18. Gehirn und Rückenmark des Frosches nach Gegenbaur. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechlappen. *b* Großhirn. *c* Zweihügel. Zwischen *b* und *c* ist in *A* ein Theil des Zwischenhirns (thalamus) sichtbar. *d* Kleinhirn. *s* Rautengrube (verl. Mark). *i* Hirntrichter (infundibulum); vor demselben die Kreuzung der Sehnerven. *m* Rückenmark. *m'* Lendenanschwellung desselben. *t* Endfaden des Rückenmarks.

seitlichen Hirnkammern, geschieden. Gehen wir von den letzteren aus, so hängen demnach die einzelnen Abtheilungen der Centralhöhle in folgender Weise zusammen (Fig. 19). Die seitlichen Hirnkammern (*h*), welche in der Regel vollständig von einander getrennt sind, münden in die Höhle ihres Stammbläschens, einen zwischen den Sehhügeln gelegenen spaltförmigen Raum (*z*), der durch den vordern Deckenriss nach oben geöffnet ist; er wird, indem man von vorn nach hinten zählt, als der dritte Ventrikel bezeichnet. Dieser führt dann unmittelbar in die Höhle des

Mittelhirns (*m*), welche sich bei den Säugethieren außerordentlich verkleinert, so dass sie nur als ein enger, unter den Vierhügeln hinziehender Canal, die Sylvische Wasserleitung (aquaeductus Sylvii), den dritten Ventrikel mit der Höhle des Nachhirns verbindet. Noch bei den Vögeln hat der Canal eine größere Ausdehnung, indem er Ausläufer in die beiden, das Mittelhirn bildenden Zweihügel hineinsendet; bei den niederen Wirbelthieren befinden sich in diesem Hügelpaar ziemlich ausgedehnte Hohlräume, welche mit der centralen Höhle communiciren. Von den aus dem dritten Hirnbläschen hervorgegangenen Theilen, dem Hinter- und Nachhirn, hat jeder wieder ursprünglich seinen besonderen Hohlraum. Da nun das Hinterhirn oder Cerebellum dem Nachhirn an der Stelle, wo das letztere an das Mittelhirn grenzt, als ein sich nach hinten wölbendes Bläschen aufsitzt, so spaltet sich der Sylvische Canal an seinem hinteren Ende in zwei Zweige, in einen, der sich nach aufwärts wendet und in die Höhle des Cerebellum führt, und in einen andern, der geraden Weges in die Höhle des Nachhirns, der Medulla oblongata, einmündet (Fig. 20). Letztere Höhle nennt man, weil sie, wenn die Sylvische Wasserleitung nicht mitgerechnet wird, von vorn nach hinten gezählt, der vierte Hohlraum des Gehirns ist, den vierten Ventrikel oder wegen ihrer rautenförmigen Gestalt die Rautengrube (*r* Fig. 19). Der vierte Ventrikel ist nicht mehr eine Höhle, sondern eine Grube, weil er durch den hintern

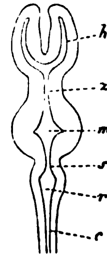


Fig. 19. Horizontaler Längsschnitt durch das Gehirn des Frosches, halb schematisch. *h* Seitliche Hirnkammer. *z* Höhle des Zwischenhirns (3. Ventrikel). *m* Höhle des Mittelhirns. *s* Verbindungscanal zwischen 3. und 4. Ventrikel (aquaeductus Sylvii). *r* Rautengrube (4. Ventrikel). *c* Centralcanal des Rückenmarks.

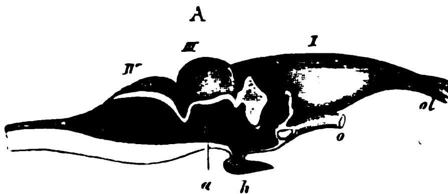


Fig. 20. Gehirn einer Schildkröte (*A*) und eines Vogels (*B*), im senkrechten Medianschnitt, nach Bojanus und Stieda. *I* Hemisphäre. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *c* Vordere Commissur. *III* Zweihügel; in *B* ist nur die beide Zweihügel vereinigende Markplatte sichtbar, die in *A* als *a* bezeichnet ist. *h* Hypophysis. *IV* Kleinhirn. Hinter der vorderen Commissur liegt der 3. Ventrikel, der unter der Zweihügelplatte in die Sylvische Wasserleitung übergeht; letztere führt an ihrem hinteren Ende nach aufwärts in die Höhle des Cerebellum, nach abwärts in den 4. Ventrikel.

Deckenriss vollständig freigelegt ist. Wo diese Grube an ihrem hintern Ende sich schließt, da geht sie dann in den Centralcanal des Rückenmarks über. Bei den Säugethieren verschwindet die Höhle des Cerebellum vollständig durch Ausfüllung des Hinterhirnbläschens mit Markmasse. Hier wird also durch seitliche Hirnkammern, dritten Ventrikel, Sylvische Wasserleitung und vierten Ventrikel das vollständige System der Hirnhöhlen gebildet. Bei den niederen Wirbelthieren kommen hierzu noch die Höhlen der Sehhügel als Erweiterungen des dritten Ventrikels, die Höhlen der Zweihügel oder lobi optici als Ausbuchtungen der Wasserleitung und die Höhle des Cerebellum als Anhang der Rautengrube. Haupt- und Nebenhöhlen werden im allgemeinen bei den niedrigen Wirbelthierordnungen umfangreicher im Verhältniss zur Hirnmasse, nähern sich demnach mehr einem embryonalen Zustande. Doch zeigen in dieser Beziehung die einzelnen Hirnabtheilungen in den verschiedenen Classen ein abweichendes Verhalten. Bei den Fischen werden die Großhirnhemisphären und das Kleinhirn durch Ausfüllung mit Nervenmasse zu soliden Gebilden, die, weil ihr Wachsthum frühe innehält, nur eine geringe Größe erreichen. Bei den Amphibien bleiben die zwei Seitenventrikel bestehen, aber das Cerebellum ist meistens solide. Erst bei den Reptilien und Vögeln erhält auch dieses eine geräumige Höhle, die dann aber bei den Säugethieren wiederum verschwindet. Ebenso schließen sich bei den letztern die Seitenhöhlen des Mittelhirns, der Vier- oder Zweihügel, die bei allen niederen Wirbelthieren, von den Fischen bis hinauf zu den Vögeln, nicht nur erhalten bleiben, sondern auch auf ihrem Boden graue Erhabenheiten entwickeln (Fig. 21), ähnlich wie solche bei Vögeln und Säugethieren in den Seitenventrikeln des großen Gehirns in Gestalt der sogenannten Streifenhügel vorkommen.

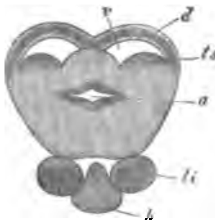


Fig. 21. Querschnitt durch das Gehirn eines Fisches (Gadus lota) in der Region der Zweihügel, vergr. nach STIEDA. *d* Decke der Zweihügel. *v* Höhle derselben. *ts* Graue Erhabenheit auf deren Boden (torus semicircularis Halleri). *a* Sylvische Wasserleitung. *li* lobi inferiores. *h* Hirnanhang (hypophysis). Weiter nach vorn münden die Höhlen der Zweihügel und der Sylvische Canal *a* im 3. Ventrikel zusammen; fernere Ausbuchtungen führen aus dem letzteren in die lobi inferiores.

Im Rückenmark sowohl wie im Gehirn geht die Bildung der Nervenmasse von den Zellen aus, welche die Wandungen der ursprünglichen Hohlräume zusammensetzen. Manche dieser Zellen bewahren den Charakter der Bildungszellen des Bindegewebes und vermitteln so die Ausscheidung der formlosen Zwischensubstanz oder Neuroglia. Andere werden zu Ganglienzellen und lassen Ausläufer sprossen, welche theils in Nervenfasern, theils in nervöse Fibrillen übergehen. Im Rückenmark strahlen

die Fasern vorwiegend nach der Peripherie aus, so dass die graue Substanz um den Centralcanal zusammengedrängt und außen von weißer Markmasse überkleidet wird. Im Gehirn bleibt dieses Verhältniss nur in den aus den drei Stammbläschen hervorgegangenen Gehirntheilen im wesentlichen bestehen. An den aus den Nebenbläschen entwickelten Gebilden aber behalten die Ganglienzellen ihre wandständige Lage, und die mit ihnen zusammenhängenden Fasern sind gegen den Innenraum der Höhlen gerichtet. Nur im Hirnstamm, also im verlängerten Mark, in den Vier- und Sehhügeln, ist daher ein die Fortsetzungen des centralen Canals umgebender grauer Beleg von weißer Markmasse umkleidet, am Hirnmantel dagegen wird das Mark außen von einer grauen Hülle bedeckt. So haben sich zwei Formationen grauer Substanz entwickelt. Die eine, das Höhlengrau, gehört dem Rückenmark und dem Hirnstamm, die andere, das Rindengrau, dem Hirnmantel an. Die erste dieser Formationen erfährt im Gehirn noch weitere Modificationen. Schon im obersten Theile des Rückenmarks nämlich wird die graue Substanz durch weiße Markmassen unterbrochen, indem einzelne Bündel der Rückenmarksstränge ihre Lagerung an der Peripherie der grauen Substanz nicht mehr regelmäßig innehalten. Im verlängerten Mark häuft sich diese Erscheinung so sehr, dass nur noch ein verhältnissmäßig kleiner Theil der grauen Masse als Bodenbeleg der Rautengrube die ursprüngliche Lagerung einhält, der größte Theil aber durch zwischentretende weiße Markfasern in einzelne Nester getrennt ist. Man pflegt solche von Mark umgebene Ansammlungen grauer Substanz als graue Kerne zu bezeichnen. Eine wesentliche Modification, welche das centrale Grau des Rückenmarks beim Uebergang in das Gehirn erfährt, besteht sonach darin, dass sich aus ihm durch den Dazwischentritt weißer Markmassen eine weitere Formation grauer Substanz absondert, die man als Kernformation oder Kerngrau (Gangliengrau) bezeichnet. Die Kernformation liegt in der Mitte zwischen Höhlen- und Rindengrau[1]. Geht man von der Centralhöhle aus, so trifft man zuerst auf Höhlengrau, hierauf kommt weiße Marksubstanz, dann Kernformation, dann nochmals Mark, und endlich das Grau der Rinde.

Als den nächsten Grund für das Auftreten gesonderter Kerne grauer Substanz kann man das Auftreten von Nerven betrachten, die sowohl unter sich wie mit den Ursprungspunkten der tiefer abgehenden Rücken-

1) Arnold (Handbuch der Anatomie II, S. 641) und Huschke (Schädel, Hirn und Seele, S. 131) unterscheiden zwei Formationen grauer Substanz, Kern- und Rindensubstanz. Meynert (Stricker's Gewebelehre, S. 695) führt vier Formationen auf: Höhlengrau, Gangliengrau, Rindengrau und Kleinhirngrau. Zweckmäßiger lassen sich aber wohl die Rinde des Kleinhirns der Rindenformation, seine grauen Kerne der Kernformation zurechnen.

marksnerven in vielseitige Verbindung gesetzt sind. Solche Verknüpfungen führen nothwendig einen verwickelteren Verlauf der Nervenfasern mit sich. Während die zur Herstellung dieser Verbindung erforderliche graue Substanz an Masse zunimmt, finden zugleich die verknüpfenden Faserbündel in der Peripherie derselben keinen zureichenden Platz mehr: so bleibt nur ein Theil der grauen Masse um die Centralhöhle gelagert, der übrige wird zur Kernformation zerklüftet. Indem auf diese Weise die graue Centralmasse in einzelne Herde sich sondert, scheiden sich zugleich deutlich solche Centralgebiete, die als unmittelbare Ursprungspunkte der Nerven dienen, von andern, die ausschließlich Fasern mit einander verknüpfen, welche von verschiedenen directen Ursprungsorten aus centralwärts verlaufen. Jene ersteren Anhäufungen grauer Substanz, aus denen unmittelbar peripherische Nervenfasern hervorkommen, pflegt man als Nervenkerne, die zweiten, welche zur Verbindung und Sammlung centralwärts verlaufender Fasern bestimmt sind, als Ganglienkerne zu bezeichnen. Der letztere Name hat darin seinen Grund, dass sich bei den höheren Wirbelthieren um einige dieser Kerne das Mark in besonderen, von der übrigen Hirnmasse theilweise getrennten Anhäufungen sammelt, welche man dann sammt den grauen Kernen, die sie umschließen, Hirnganglien nennt. Einige der ursprünglichen Hirnabtheilungen gehen mit einem großen Theil ihrer Masse in solche Hirnganglien über: so pflegt man die Sehhügel, die Vier- oder Zweihügel denselben zuzurechnen. Andere Hirnganglien entsprechen nicht ursprünglichen Hirnabtheilungen, sondern entstehen durch die Einstreuung grauer Kerne in den markigen Boden der Hirnhöhlen und bilden dann ebenfalls hügelähnliche Hervorragungen: so die bei den meisten Wirbelthieren mit Ausnahme der Säugethiere in den Höhlen der Zweihügel liegenden Hervorragungen und die Streifenhügel in den Seitenventrikeln der höheren Wirbelthiere. Uebrigens kommen auch graue Anhäufungen im Mark des Gehirns vor, welche sich nicht durch äußere Hervorragungen zu erkennen geben, und welche man doch wegen ihrer Beziehung zu den Markfasern den Ganglienkernen zurechnen muss.

Die dritte Formation der grauen Substanz, das Rindengrau, kann nicht mehr von der ursprünglichen Auskleidung des Medullarrohrs abgeleitet werden. Denn die Rinde des Vorderhirns und des Cerebellum geht aus den Wandungen der beiden Mantelbläschen hervor, mit welchen erst später die Markfasern des Stabkranzes in Verbindung treten. Es scheint also, dass die Zellen, die jene Wandungen zusammensetzen, von Anfang an nicht, wie die Wandzellen des Medullarrohrs und seiner Fortsetzungen im Hirnstamm, nach der Peripherie hin Faserfortsätze entsenden, sondern sich mit den vom Markkern her centralwärts in sie einstrahlenden Fasern

verbinden, vielleicht indem sie diese in ähnlicher Weise nur in sich aufnehmen wie die Zellen in den peripherischen Endgebilden, den Sinnesorganen, Muskeln, Drüsen. Die Zellen der Hirnrinde erscheinen so, wie sie physiologisch in gewissem Sinne ein Spiegelbild der Körperperipherie darstellen, auch genetisch als eine den peripherischen Organen gegenüberliegende Endfläche, in welche gleichwie in jene aus den grauen Kerngebilden die Fasern eintreten. Nach beiden Endflächen aber, der peripherischen und centralen, strahlen von dem eigentlichen Centrum des Nervensystems, von den grauen Massen der Höhlen- und Kernformation, die Leitungsbahnen in divergirender Richtung aus [1]).

Die bisher beschriebene Entwicklung ist bei allen Wirbelthieren zugleich mit Lageänderungen der primitiven Hirnabtheilungen gegen einander verbunden, in Folge deren das ganze Gehirn nach vorn geknickt wird und die einzelnen Abtheilungen des Stammhirns eine gegen einander geneigte Stellung annehmen. Diese Knickung, unbedeutend bei den niedersten Classen, nähert sich bei den höheren Ordnungen der Säugethiere mehr und mehr einer rechtwinkligen Beugung (vgl. Fig. 16 S. 44). Außerdem wird die Form des Gehirns dadurch modificirt, dass einzelne Hirnabtheilungen, insbesondere das Vorder- und Hinterhirn, durch ihr beträchtliches Wachsthum andere verdecken. Der Krümmungen des centralen Nervensystems kann man drei unterscheiden, von denen die erste der Uebergangsstelle des Rückenmarks in das Gehirn entspricht, die zweite am Hinterhirn, die dritte am Mittelhirn auftritt (Fig. 22). Die Stärke dieser Krümmungen ist vorzugsweise durch das Wachsthum des Vorderhirns bedingt, daher mit der Entwicklung desselben die Kopfbeugung



Fig. 22. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite, nach Kölliker. *h* Hemisphäre. *m* Mittelhirn (Vierhügel). *c* Cerebellum. *mo* Verl. Mark. *S* Sylvische Grube.

1) Am Vorderhirn der niedersten Wirbelthierclassen, der Fische und Amphibien, kommt übrigens der graue Rindenbeleg in einer Form vor, in welcher derselbe einen Uebergang von der Kern- zur Rindenformation zu bilden scheint, indem die ganze Masse der Hemisphären von grauer Substanz durchsetzt ist, welche manchmal gegen die Oberfläche in etwas dichterer Lage sich ansammelt, zuweilen aber auch spärlicher wird, indem die meisten Nervenzellen nach innen gelagert sind (Stieda, Zeitschr. für wissensch. Zoologie, XVIII, S. 46 und XX, S. 306, vgl. ebend. Taf. XVIII, Fig. 24). Die solide oder (bei den Amphibien) wenig ausgehöhlte Hemisphäre hat hier noch eine ähnliche Structur, wie sie jenen Ganglien zukommt, welche sich auf dem Boden der Hirnhöhlen erheben. Die frühere Ansicht der Anatomen, wonach die soliden Hemisphären der Fische nur die Analoga der Streifenhügel sein sollten, findet daher in diesen Structurverhältnissen eine gewisse Berechtigung. Genetisch entsprechen sie jedoch offenbar den Streifenhügeln und den Hemisphären: die centralere graue Substanz in ihnen wird man den ersteren, die oberflächlichere Anhäufung aber der Rinde analog setzen müssen. (Ueber die Deutung der Theile des Fischgehirns vgl. Stieda a. a. O., XVIII, S. 60.)

ungefähr gleichen Schritt hält[1]). In den Anfängen der Entwicklung liegt das Vorderhirn bei allen Wirbelthieren vor den übrigen Hirnabtheilungen, ohne dieselben zu bedecken. In dem Maße nun, als dieser Hirntheil durch sein Wachsthum die übrigen überflügelt, muss er, da seiner Ausdehnung nach vorn durch die Festheftung des Embryo an der Keimblase sich immer größere Widerstände entgegensetzen, nach hinten wachsend zunächst das Zwischenhirn, dann auch das Mittelhirn und endlich selbst das Cerebellum überwölben; hierbei folgt er zugleich der Kopfkrümmung, indem er mit seinem hintersten, das Mittel- und Hinterhirn bedeckenden Theil sich umbeugt. Je stärker die Hemisphäre wächst, um so weiter erstreckt sich der umgebogene Theil wieder gegen den Anfangspunkt seines Wachsthums zurück, um so mehr nähert sich also der um das Zwischenhirn beschriebene Bogen einem vollständigen Kreise. Auf diese Weise entsteht an der Stelle, wo die Hemisphäre dem Zwischenhirn als ihrem Stammtheil aufsitzt, eine Vertiefung, die Sylvische Grube (S Fig. 22), die, wenn sich der Bogen des Wachsthums, wie es an den entwickeltsten Säugethiergehirnen der Fall ist, nahezu vollständig schließt, zu einer engen und tiefen Spalte wird.

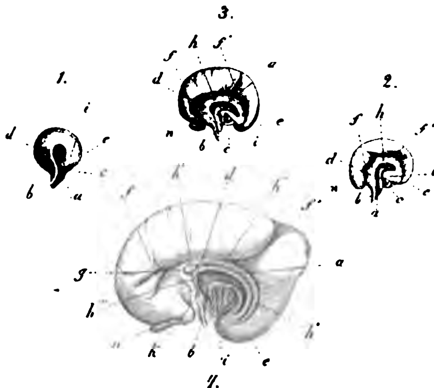


Fig. 23. Wachsthum des menschl. Vorderhirns, von der Medianseite gesehen, halb schematisch nach Fr. Schmidt. 1. Embryo aus der 6. Woche, 2. aus der 8. Woche, 3. aus der 10. Woche, 4. aus der 16. Woche. *a* Monro'scher Spalt. *b* bis *d* Vordere Grenzlamelle desselben. *c* Hirnstiel. *e* Unterer Hemisphärenlappen. *i* Hintere Begrenzung des Monro'schen Spaltes. *k* Vordere Commissur. *g* Balken. *h* Randbogen. *h'* Aeußerer, *h''* innerer Theil desselben. *ff'* Längsfurche des Hemisphärenbläschens, welche die Bogenwindung begrenzt. *n* Riechlappen.

Die Umwachsung des Hirnstamms durch das Vorderhirn zieht als nothwendige Folge eine Umgestaltung der seitlichen Hirnkammern nach sich. Die letzteren, die ursprünglich, der Form des Hemisphärenbläschens entsprechend, einer Hohlkugel gleichen, buchten zuerst nach hinten und dann, sobald der Bogen der Hemisphärenwölbung wieder gegen seinen Ausgangspunkt zurückkehrt, nach unten und vorn sich aus. Dabei wächst die Außenwand des Seitenventrikels rascher als die innere oder mediane Wand desselben, welche den Hirnstamm umgibt. In dieser befindet sich ein anfänglich aufrecht stehender Schlitz, der Monro'sche Spalt (*a* Fig. 23),

1) Vergl. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter, S. 34 u. f. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes, S. 129, 133.

durch welchen die seitliche Hirnkammer mit der Höhle des Zwischenhirns, dem 3. Ventrikel, communicirt. Vor ihm sind die beiden Hemisphärenblasen durch eine Marklamelle verwachsen (*b d*). Indem nun das Vorderhirn die übrigen Hirntheile überwölbt, folgt der Monro'sche Spalt sammt seiner vorderen Grenzlamelle dieser Bewegung. Im entwickelten Gehirn hat er daher die Form eines um das Zwischenhirn geschlungenen Bogens. Er schließt sich übrigens bald in seinem hinteren Abschnitt, nur der vorderste Theil bleibt offen: durch diesen treten Gefäßhautfortsätze aus dem dritten Ventrikel in die seitliche Hirnkammer. Von der vor ihm gelegenen weißen Grenzlamelle wird das unterste Ende zur vorderen Hirncommissur (*k*), der übrige der Hemisphärenwölbung folgende Theil ist die Anlage des Gewölbes. Unmittelbar über dem letzteren werden dann die beiden Hemisphären durch ein mächtiges, queres Markband, den Balken oder die große Commissur (*g*), mit einander vereinigt; der über dem Balken gelegene Theil der medianen Hemisphärenwand aber bildet ebenfalls einen Bogen, der durch eine besondere Furche *f f'* gegen seine Umgebung begrenzt ist: auf solche Weise entsteht der concentrisch zu dem Gewölbe verlaufende Randbogen (*h*), dessen vordere Abtheilung zur Bogenwindung wird, während die hintere in ein mit der Bogenwindung zusammenhängendes Gebilde übergeht, das von der medianen Seite her in die seitliche Hirnkammer vorragt und das Ammonshorn genannt wird. Auf die nähere Beschreibung dieser Theile, die erst im Säugethierhirn zur Entwicklung gelangen, werden wir unten bei der speciellen Betrachtung zurückkommen.

2. Rückenmark.

Das Medullarrohr, aus welchem das Rückenmark sich entwickelt, ist ursprünglich eine von Flüssigkeit erfüllte Röhre, deren Wandung auf ihrer inneren Seite von Bildungszellen bedeckt ist. Die letzteren wachsen und vermehren sich, einige nehmen den Charakter von Bindegewebszellen an und liefern eine formlose Intercellularsubstanz, andere werden zu Nervenzellen, indem sie Ausläufer sprossen lassen, die theils unmittelbar in die Fasern peripherischer Nerven übergehen, theils sich unter fortgesetzter Spaltung in ein Endfasernetz auflösen, in welchem wahrscheinlich centrale und peripherische Nervenfasern wurzeln. Indem alle diese Fasern vorzugsweise nach der Peripherie des Medullarrohrs hervorsprossen, rücken die zelligen Gebilde gegen das Centrum der Höhle hin (Fig. 24). Entsprechend der bilateralen Symmetrie der Körperanlage sammeln sich von Anfang an sowohl die nervösen Zellen, wie die aus ihnen rechts und links hervor-

gehenden Nerven in symmetrische Gruppen. Jede dieser Gruppen zerfällt aber gemäß der Verbindung der Nerven mit zwei verschiedenen Theilen der Keimanlage wieder in zwei Unterabtheilungen. Diejenigen Zellen und Fasern, welche mit dem Hornblatt, der Uranlage der Sinneswerkzeuge und der sensibeln Körperbedeckung in Verbindung treten, ordnen sich in eine hintere, durch ihre Lage den ihnen zugetheilten Keimgebilden genäherte Gruppe. Jene Nervenelemente dagegen, welche zur quergestreiften Muskulatur treten, sammeln sich in eine vordere, der animalen Muskelplatte entsprechende Gruppe. So kommt es, dass die durch den Zusammentritt der Zellen gebildete graue Substanz rechts und links in Gestalt einer hinteren und einer vorderen Säule auftritt, welche ringsum von weißer oder Markmasse umgeben sind. Man nennt diese Säulen nach der Form, die sie auf senkrechten Durchschnitten darbieten, die **hinteren** und die **vorderen Hörner**; eine besondere Abzweigung der letzteren bilden die **seitlichen Hörner**. In der Mitte hängt das hintere Horn jeder Seite mit dem vorderen zusammen. Ebenso ordnen sich die austretenden Nervenwurzeln jederseits in zwei Reihen: in die **hinteren oder sensibeln** und in die **vorderen oder motorischen** (Fig. 24 *e* und *f*, Fig. 25 *H.W.* und *V.W.*). Die centrale Höhle nimmt in Folge dieser Wachsthumsverhältnisse zunächst die Gestalt eines Rhombus an, der sich nach vorn und hinten in eine Spalte fortsetzt (Fig. 24 *cm*). Bald schließt sich die hintere Spalte fast ganz, die vordere bleibt deutlicher, sie wird aber durch Nervenfasern geschlossen, welche von einer Seite des Marks zur andern herübertretend die **vordere oder weiße Commissur** bilden. Diese, die anfänglich nahe der vorderen Fläche liegt (Fig. 24 *h*), rückt allmählich in die Tiefe (Fig. 25). Hinter ihr bleibt der Rest der centralen Höhle als ein äußerst enger Canal, der **Centralcanal** des Rückenmarks, bestehen, um welchen die beiden Ansammlungen der grauen Substanz mit einander in Verbindung treten (Fig. 25 *A*). Durch die vordere und hintere Spalte (*Fiss. med. ant. et post.*) ist das Rücken-

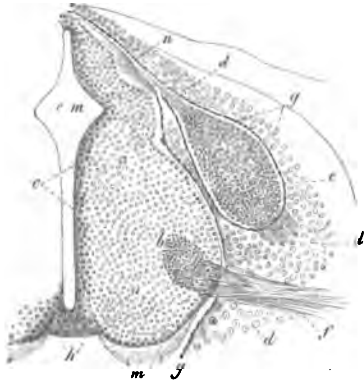


Fig. 24. Querschnitt des embryonalen Rückenmarks. (Vom Schafembryo, nach BIDDER und KUPFFER.) *cm* Die in der Schließung begriffene Centralhöhle. *c* Epithel derselben. *a* Die graue Substanz, welche fast den ganzen Querschnitt des Rückenmarks noch einnimmt. *b* Ursprungsstelle der vordern Wurzeln *f*. *e* Spinalganglion mit der aus ihm hervorkommenden hinteren Wurzel. *m* Anlage des Vorder- und Seitenstrangs. *n* Anlage des Hinterstrangs. *h* Vordere Commissur. *g* Hülle des Spinalganglions und des Rückenmarks. *d* Anlage des Rückenwirbels.

mark in zwei symmetrische Hälften getrennt; jede dieser Hälften wird durch die austretenden Nervenwurzeln in drei Stränge geschieden (Fig. 25 *B*). Den zwischen der hinteren Medianspalte und der hinteren Wurzelreihe liegenden Markstrang nennt man den Hinterstrang (*hs*), den zwischen der vorderen Medianspalte und der vorderen Wurzelreihe liegenden den Vorderstrang (*v s*), endlich denjenigen Strang, der zwischen den beiden Wurzelreihen in die Höhe zieht, den Seitenstrang (*ss*). In diesen Marksträngen verlaufen die Nervenfasern großentheils vertical in der Richtung der Längsaxe des Rückenmarks. Nur die Stelle im Grunde der vorderen Medianspalte wird von den oben erwähnten horizontal und schräg verlaufenden Kreuzungsfasern der vorderen Commissur, eingenommen; ebenso sind in der Nähe der eintretenden Nervenwurzeln, als unmittelbare Fortsetzungen derselben in das Mark, horizontale und schräge Fasern zu finden. Die grauen Hörner sind von abweichender Gestalt, die vorderen sind breiter und kürzer, namentlich im Lendentheil des Rückenmarks, die hinteren länger und schmäler. In jenen findet sich eine Menge großer multipolarer Ganglienzellen, in diesen beobachtet man nur kleinere Zellen, auch besteht ein großer Theil der hinteren Hörner aus nervöser Punktsubstanz und den sie durchsetzenden

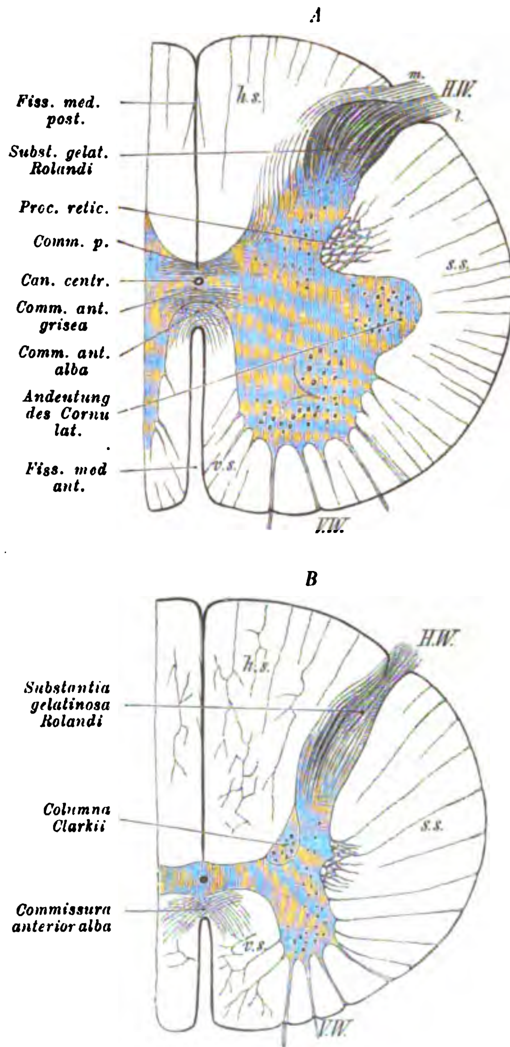


Fig. 25. Querschnitt des Rückenmarks vom Menschen, 9mal vergr. Nach GEGENBAUR.
A aus der Lendenanschwellung, *B* aus dem Brusttheil des Rückenmarks.

Fibrillen. Hierdurch zeigen die hinteren Hörner namentlich gegen ihren äußeren Umfang ein helleres Ansehen; man pflegt diese Region die gelatinöse Substanz zu nennen *(Subst. gelat. Rolandi)*. Nach innen von ihr bemerkt man, einer Ansammlung rundlicher Ganglienzellen entsprechend, beiderseits eine compactere Säule grauweißer Substanz, die so genannten Clarke'schen Säulen, welche vom Ende des Halsmarks an bis in die Lendenanschwellung sich erstrecken. Während die directen Ursprungspunkte der hinteren Wurzeln im Mark spärlicher mit nervösen Zellen ausgestattet scheinen als die der vorderen, findet sich dort ein Lager ansehnlicher bipolarer Ganglienzellen in den Verlauf der Nervenfasern nach ihrem Austritt aus dem Mark hinausgeschoben und bildet so die Spinalganglien der hinteren Wurzeln (*e* Fig. 24). Die hinteren Stränge sind nicht wie die vorderen durch weiße Markfasern verbunden, dagegen ziehen in der grauen Substanz hinter dem Centralcanal schmale Fasern von einem Hinterhorn zum andern und bilden so die hintere oder graue Commissur (*Comm. post.*). Aehnliche graue Fasern umgeben den ganzen Centralcanal, dessen Binnenraum bedeckt ist von einer einfachen Lage Cylinderepithel. Zu diesem ist ein kleiner Rest der ursprünglich die Höhle des Medullarrohrs auskleidenden Bildungszellen verwendet worden.

So lange die Entwicklung der Centralorgane auf die Ausbildung des Rückenmarks beschränkt bleibt, ist damit eine gewisse Gleichförmigkeit der gesammten Organisation nothwendig verbunden. Indem in der ganzen Länge des Rückenmarks dieselbe Anordnung der Elementartheile und dasselbe Ursprungsgesetz der Nervenfasern sich wiederholen, müssen auch die sensibeln Flächen, die Bewegungsapparate, die von jenem Centralorgane beherrscht sind, der nämlichen Gleichförmigkeit ihrer Verbreitung und Ausbildung unterworfen sein. So hat sich denn in der That beim Embryo, so lange sein centrales Nervensystem nur aus dem Medullarrohr besteht, noch keines der höheren Sinnesorgane entwickelt, die Anlagen der sensibeln Körperoberfläche und des Bewegungsapparates sind gleichförmig um die centrale Axe vertheilt, nur die Stelle, wo die stärkeren Nervenmassen zu den Hinterextremitäten hervorsprossen, ist schon frühe durch eine Erweiterung der Primitivrinne, den Sinus rhomboidalis, die nachherige Lendenanschwellung, angedeutet. Zu ihr gesellt sich später eine ähnliche, übrigens schwächere Verdickung des Medullarrohrs an der Abgangsstelle der vorderen Extremitätennerven, die Cervicalanschwellung[1]. Eine ähnliche Gleichförmigkeit der Organisation begegnet uns als bleibende

---

1) Bei den Vögeln wird der Sinus rhomboidalis zeitlebens nicht durch Nervenmasse geschlossen und bleibt daher als eine hinten offene Grube bestehen, ähnlich wie bei allen Wirbelthieren die Fortsetzung des Centralcanals im verlängerten Mark, die Rautengrube.

Eigenschaft bei dem niedersten Wirbelthier, bei welchem sich die Ausbildung des centralen Nervensystems auf das Medullarrohr beschränkt, beim Amphioxus lanceolatus. Das Sehorgan dieses hirnlosen Wirbelthieres besteht aus zwei kleinen Pigmentflecken, das Geruchsorgan aus einer unpaaren becherförmigen Vertiefung am vorderen Leibesende, ein Gehörapparat ist bei ihm nicht nachgewiesen. So sind hier gerade diejenigen Organe in ihrer Entwicklung zurückgeblieben, welche für die erste Ausbildung der von dem Rückenmark sich absondernden höheren Centraltheile vorzugsweise bestimmend scheinen.

3. Verlängertes Mark.

Bei den niederen Wirbelthieren ist der äußere Verlauf der Faserbündel noch wenig von demjenigen im Rückenmarke verschieden, nur die Hinterstränge lassen aus einander weichend die Rautengrube zu Tage treten (Fig. 17 und 18, S. 46), und auf Durchschnitten zeigen sich die grauen Hörner von der centralen grauen Substanz getrennt und in den Verlauf der Vorder- und Hinterstränge hineingeschoben. Uebrigens weicht

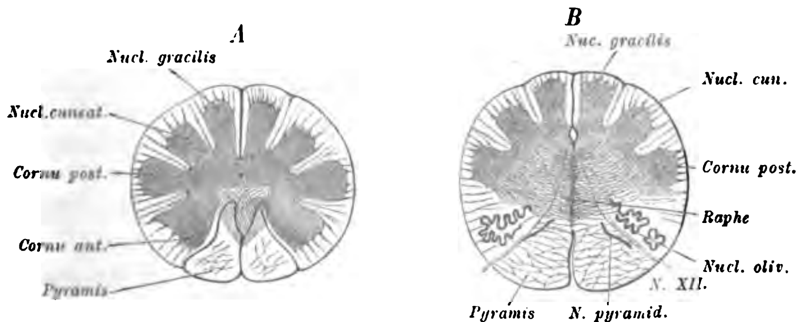


Fig. 26. Querschnitte des verl. Marks vom Menschen, 2mal vergr. Nach GEGENBAUR. A aus dem unteren Theil desselben, B aus dem oberen Theil nahe vor Eröffnung der Rautengrube.

das verlängerte Mark bei den Fischen verhältnissmäßig mehr vom Rückenmark ab, als bei den sonst in ihrem Gehirnbau höher stehenden Amphibien und Vögeln; häufig ist es äußerlich durch seichte Furchen in mehrere Stränge geschieden, die den relativ beträchtlichen Nervenkernen im Innern entsprechen [1].

Bei den Säugethieren kann man zwar wie am Rückenmark Vorder-,

[1] OWEN, Anatomy of vertebrates, vol. III. p. 273. STIEDA, Zeitschr. f. wiss. Zool. XVIII. Taf. II Fig. 20 und 21.

Seiten- und Hinterstränge unterscheiden, dieselben haben aber hier besondere Namen erhalten, weil sie theils durch den verwickelteren Verlauf der Fasern, theils durch das Auftreten von Ganglienkernen in ihrem Innern wesentlich von den entsprechend gelagerten Rückenmarkssträngen verschieden sind, auch großentheils nicht die unmittelbaren Fortsetzungen derselben darstellen. Die vorderen Stränge heißen Pyramiden; im unteren Theil ihres Verlaufs kreuzen sich deren Bündel, so dass die vordere Mittelspalte ganz zum Verschwinden kommt (Fig. 26 *A*, Fig. 27 *p*). Diese Kreuzung erscheint wie eine mächtigere Wiederholung der in der vorderen Commissur stattfindenden Kreuzung der Vorderstränge des Rückenmarks. An ihrem oberen Ende, wo die Pyramiden einen bandförmigen Streifen grauer Substanz einschließen (*N. pyramid.* Fig. 26 *B*), werden dieselben zu beiden Seiten von den so genannten Oliven begrenzt (Fig. 26 *B*, Fig. 27 *o*); letztere sind durch einen mächtigen Ganglienkern, der auf Durchschnitten eine gezahnte Gestalt besitzt (*nd*) und daher der gezahnte Kern (nucleus dentatus) heißt, zu deutlich hervortretenden Erhabenheiten ausgedehnt. Die vertical aufsteigenden Faserbündel, von welchen diese Kerne umschlossen sind, pflegt man als Hülsenstränge zu bezeichnen. Die Seitenstränge (*s* Fig. 27 und 28) werden vom unteren Ende

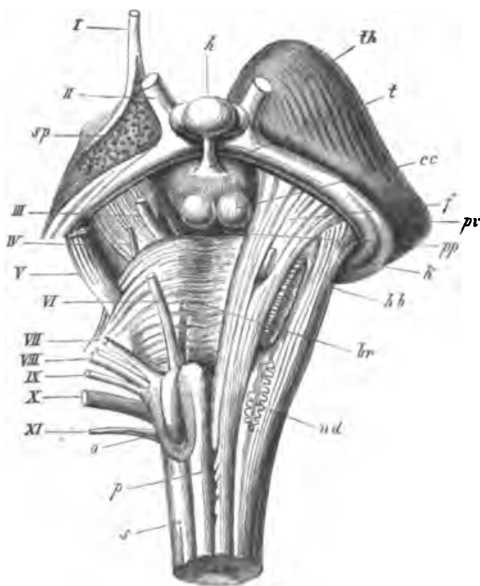


Fig. 27. Vordere Ansicht des verlängerten Marks vom Menschen, mit der Brücke und den angrenzenden Theilen der Hirnbasis. Links ist die Fortsetzung der Rückenmarksstränge durch die Brücke in den Hirnschenkel durch Zerfaserung dargestellt und die untere Fläche des Sehhügels bloßgelegt. *p* Pyramide. *o* Olive. *s* Seitenstrang. *nd* Gezahnter Kern der Olive. *br* Hirnbrücke. *f* Fuß des Hirnschenkels. *hb* Haube des Hirnschenkels. Beide sind durch ein tiefes Querfaserbündel der Brücke, welches quer durchschnitten wurde, von einander getrennt. *cc* Weiße Hügelchen (corpora candicantia). *t* Grauer Hügel mit dem Hirntrichter. *h* Hirnanhang. *th* Sehhügel. *pv* Polster (pulvinar) des Sehhügels. *k* Kniehöcker. *sp* Vordere durchbrochene Substanz. *pp* Hintere durchbrochene Substanz. *I—XI* Erster bis elfter Hirnnerv. *I* Riechnerv. *II* Sehnerv. *III* Gemeinsamer Augenmuskelnerv (Oculomotorius). *IV* Oberer Augenmuskelnerv (Trochlearis). *V* Dreigetheilter Hirnnerv (Trigeminus). *VI* Aeußerer Augenmuskelnerv (Abducens). *VII* Antlitznerv (Facialis). *VIII* Hörnerv (Acusticus). *IX* Zungenschlundkopfnerv (Glossopharyngeus). *X* Lungenmagennerv (Vagus). *XI* Beinerv (Accessorius).

des verlängerten Marks an schwächer, um endlich ungefähr in der Höhe, in der sich die Rautengrube eröffnet, ganz in der Tiefe zu verschwinden. Dafür nehmen die Hinterstränge äußerlich an Umfang zu; im unteren Abschnitt der medulla oblongata werden sie durch eine seichte Furche in eine innere und äußere Abtheilung, den zarten und keilförmigen Strang (*f g* und *f c* Fig. 28) geschieden, welche am unteren Ende der Rautengrube kolbige Anschwellungen besitzen, die von grauen Kernen in ihrem Innern herrühren (*Nucl. gracil.* und *cuneatus* Fig. 26). Weiter nach oben scheinen sich dann beide Abtheilungen in die Stränge fortzusetzen, welche beiderseits die Rautengrube begrenzen. Diese werden die strickförmigen Körper genannt (*pi* Fig. 28): sie sind der Masse nach die bedeutendsten Stränge des verlängerten Marks, enthalten ebenfalls graue Kerne in ihrem Innern und zeichnen sich durch den verschlungenen, geflechtartigen Verlauf ihrer Fasern aus. Nach oben treten die strickförmigen Körper vollständig in das Mark des kleinen Gehirns ein, sie bilden die unteren Stiele dieses Organs. Zwischen ihnen kommen auf dem Boden der Rautengrube, unmittelbar bedeckt von der Höhlenformation der grauen Substanz, zwei Stränge zum Vorschein, welche die nach vorn vom Centralcanal gelegenen Theile des Rückenmarks, also die Vorderhörner nebst den in der Tiefe gelegenen Theilen der Vorderstränge, fortzusetzen scheinen. Diese den Boden der Rautengrube ausfüllenden, zumeist aus grauer Substanz bestehenden Gebilde heißen wegen ihrer convex gewölbten Form die runden Stränge oder runden Erhabenheiten (eminentiae teretes *e t*); ihre graue Substanz hängt mit den

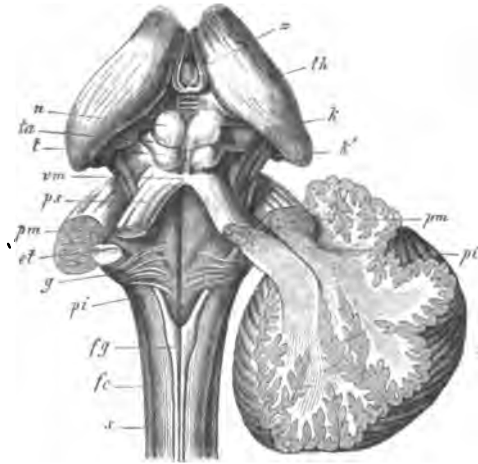


Fig. 28. Hintere Ansicht des verl. Marks vom Menschen mit den Vier- und Sehhügeln und den Kleinhirnschenkeln. Auf der rechten Seite ist die Ausstrahlung der Kleinhirnschenkel im kleinen Gehirn dargestellt. *fg* Zarter Strang (funiculus gracilis). *fc* Keilförmiger Strang (fun. cuneatus). *s* Seitenstrang. Indem diese Stränge divergiren, lassen sie die Rautengrube hervortreten, auf deren Boden die runden Erhabenheiten *et*, in der Mitte durch eine Längsfurche getrennt, sichtbar sind. *g* Gürtelfasern (fibrae arcuatae). ***pi*** Untere Kleinhirnstiele (strickförmige Körper). ***pm*** Mittlere Kleinhirnstiele (Brückenarme). ***ps*** Obere Kleinhirnstiele (Bindearme des kl. Gehirns zum großen). ***t*** Hinteres, ***n*** vorderes Vierhügelpaar (testes und nates). ***ta*** Hintere Vierhügelarme. ***th*** Sehhügel. *k* Innerer, *k'* äußerer Kniehöcker. ***z*** Zirbel (conarium).

meisten Nervenkernen des verlängerten Marks zusammen, doch sind einzelne der letzteren in Folge der Zerklüftung des Marks durch weiße Stränge weiter von der Mittellinie entfernt und isolirt worden. Zu allen hier geschilderten Gebilden kommt noch schließlich als weitere Folge der veränderten Structurbedingungen eine neue Formation von Fasergruppen, welche in querer Richtung das Mark umschlingen, zum Theil in die vordere Mittelspalte sowie in die Furche zwischen den Pyramiden und Oliven eintreten, zum Theil über die Rautengrube hinziehen und so im ganzen einen sehr verwickelten Verlauf nehmen. Das Auftreten dieses zonalen Fasersystems (stratum zonale, fibrae arcuatae, *g*) scheint von den gleichen Bedingungen abzuhängen, in denen die Zerklüftung der grauen Substanz ihren Grund hat, von dem Erforderniss nämlich, die Centralherde verschiedenartiger Faserstränge mit einander in Verbindung zu setzen.

In Folge der erörterten Verhältnisse hält im verlängerten Mark der äußere Ursprung der peripherischen Nerven nicht mehr die einfache Regel ein wie im Rückenmark, sondern die Nervenwurzeln erscheinen mehr oder weniger verschoben. Zwar treten sie noch annähernd in zwei Längsreihen, einer vorderen und hinteren, hervor, aber nur aus der vorderen Seitenfurche kommen ausschließlich motorische Wurzelfasern, die des zwölften Hirnnerven oder Zungenfleischnerven, aus der hinteren oder wenigstens ihr sehr genähert entspringen dagegen sowohl sensible wie motorische Bündel, nämlich die Wurzeln aller übrigen Hirnnerven, mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven und der beiden vorderen, ebenfalls in ihrem Ursprung weiter nach vorn verlegten Augenmuskelnerven (vgl. Fig. 27 u. 32[1]).

4. Kleinhirn.

Am vorderen Ende des verlängerten Marks tritt eine weitere wesentliche Umgestaltung der bisherigen Formverhältnisse ein durch das hier aus der Anlage des dritten Hirnbläschens hervorgewachsene **Kleinhirn**. Das letztere entfernt sich auf der niedrigsten Stufe seiner Bildung (Fig. 17 und 18) äußerlich noch wenig von der Beschaffenheit seiner ursprünglichen Anlage: es überbrückt als eine quere Leiste das obere Ende der Rautengrube und nimmt beiderseits die strickförmigen Körper in sich auf, während nach oben eine Markplatte zum Mittelhirn aus ihm entspringt (Fig. 20, S. 47), beiderseits aber quere Faserzüge hervorkommen, welche gegen die untere Fläche des verlängerten Marks verlaufen und sich theils mit einander, theils mit den senkrecht aufsteigenden Faserzügen der Pyra-

1) Nerv. oculomotorius und trochlearis. Der dritte Augenmuskelnerv (abducens) entspringt noch aus dem vordersten Theil des verl. Marks.

miden- und Olivenstränge zu kreuzen scheinen. Diese Verbindungsverhältnisse bleiben, auch nachdem das Kleinhirn eine weitere Ausbildung erlangt hat, die nämlichen. Die aus den strickförmigen Körpern in dasselbe eintretenden Bündel sind die unteren Kleinhirnstiele (processus ad med. oblongatam, *p i* Fig. 28), die aus ihm nach oben zum Mittelhirn tretenden Markfasern sind die oberen Kleinhirnstiele (processus ad corpora quadrigemina oder ad cerebrum, *p s*). Die letzteren werden durch eine dünne Markplatte vereinigt, welche die Rautengrube von oben bedeckt: das obere Marksegel (velum medullare superius, *v m*); dasselbe verbindet unmittelbar das Mark des kleinen Gehirns mit der nächsten Hirnabtheilung, dem Mittelhirn oder den Vierhügeln. Die aus den beiden Seiten des Kleinhirns hervorkommenden Markstränge endlich bilden die mittleren Kleinhirnstiele oder Brückenarme (processus ad pontem, *p m*). Das durch die Vereinigung der letzteren und ihre Kreuzung mit den longitudinal aus dem verlängerten Mark aufsteigenden Marksträngen an der Basis des Hinterhirns entstehende Gebilde wird die Brücke (pons Varoli, *b r* Fig. 27) genannt. Sie stellt ein Verbindungsglied dar einerseits in longitudinaler Richtung zwischen Nachhirn und Mittelhirn, anderseits in horizontaler Richtung zwischen den beiden Seitenhälften des Cerebellum. Aber während die vorderen und hinteren Kleinhirnstiele schon bei der primitivsten Ausbildung des Kleinhirns deutlich zu beobachten sind, gewinnen die mittleren erst in Folge der fortgeschrittenen Entwicklung dieses Hirntheils, namentlich seiner Seitentheile, eine solche Mächtigkeit, dass dadurch die Brücke als besonderes Gebilde zu unterscheiden ist. Noch bei den Vögeln, ebenso bei allen niederen Wirbelthieren bemerkt man an der Stelle derselben fast nur die longitudinalen Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verlängerten Marks (Fig. 29 *B*). Von den Stellen an, wo die Stiele des Kleinhirns hinten, vorn und seitlich in dasselbe eintreten, strahlen die Markfasern gegen die Oberfläche dieses Organs aus.

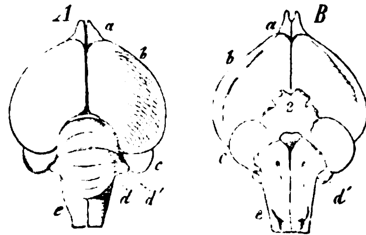


Fig. 29. Gehirn des Haushuhns, nach C. G. Carus. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechkolben. *b* Großhirn. *c* Zweihügel. *d* Kleinhirn. *d'* Dessen rudimentäre Seitentheile. *e* Verl. Mark. *2* Nerv. opticus.

Die morphologische Ausbildung des Cerebellum vollzieht sich verhältnissmäßig frühe. Bei allen Wirbelthieren ist dieser hintere Abschnitt des Hirnmantels von grauer Rinde bedeckt, welche deutlich von der das Innere einnehmenden Markfaserstrahlung geschieden ist, und schon bei den niedersten Wirbelthieren, den Fischen, zerfällt die Rinde des Kleinhirns in einige durch ihre verschiedene Färbung ausgezeichnete Schichten.

Im Cerebellum der Amphibien finden sich bereits Gruppen von Nervenzellen als erste Spuren von Ganglienkernen in den Verlauf der Markfasern eingeschoben, diese mehren sich bei den Vögeln, während zugleich an der Rinde die Schichtenbildung deutlicher ist und durch Faltung der Oberfläche eine Massezunahme der Rindenelemente möglich wird [1] (Fig. 20 u. 29).

Eine weitere Formentwicklung erfährt endlich das Cerebellum bei den Säugethieren, indem neben einem unpaaren mittleren Theil, welcher wegen seiner in quere Falten gelegten Oberfläche den Namen des Wurmes trägt, stärker entwickelte symmetrische Seitentheile vorhanden sind, die freilich bei den niedersten Säugern noch hinter dem Wurm zurücktreten, bei den höheren aber denselben von allen Seiten umwachsen (Fig. 30). Mit den Seitentheilen entwickeln sich auch die bei den niederen Wirbelthieren nur als schwache Querfaserzüge zur Medulla oblongata angedeuteten Brückenarme zu größerer Mächtigkeit. Die Querfalten der grauen Oberfläche nehmen an Menge zu und bieten auf Durchschnitten das Bild einer zierlichen Baumverzweigung, genannt Lebensbaum (arbor vitae, *av* Fig. 30). Zugleich treten in der Markfaserstrahlung des Kleinhirns mächtigere Ganglienkerne auf. So findet sich in jeder Seitenhälfte ein dem Olivenkern ähnlicher gezahnter Kern (nucleus dentatus cerebelli, *cn*) [2]. Andere Nester grauer Substanz von analoger Bedeutung sind in der Brücke zerstreut; ihre Zellen sind zwischen den verschiedenen hier sich kreuzenden Faserbündeln eingeschoben.

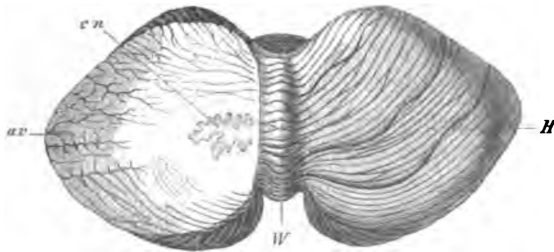


Fig. 30. Obere Ansicht des Kleinhirns vom Menschen. Auf der linken Seite ist durch einen Schrägschnitt der gezahnte Kern *cn* und der Lebensbaum *av* bloßgelegt. *W* Wurm. *H* Rechte Hemisphäre.

5. Mittelhirn.

Das Mittelhirn, die den Vierhügeln der Säugethiere, den Zweihügeln oder lobi optici der niederen Wirbelthiere entsprechende Abthei-

1) Stieda, Zeitsch. f. wissensch. Zool. XVIII, S. 34. 39 und XX, 273.

2) Einige weitere kleine Kerne, von Stilling als Dachkern, Kugelkern und Pfropf beschrieben, liegen in der Markplatte, welche die beiden Kleinhirnhemisphären verbindet. Stilling, Neue Untersuchungen über den Bau des kleinen Gehirns des Menschen, S. 169 u. 238. Cassel 1878.

lung des Hirnstamms (*t, n* Fig. 28, *d* Fig. 17), enthält, da es kein Nebenbläschen, also keinen Manteltheil entwickelt, nur zwei Formationen grauer Substanz, Höhlen- und Kernformation. Die erstere umgibt als eine Schichte von mäßiger Dicke die Sylvische Wasserleitung; die vordersten Nervenkerne (des Oculomotorius, Trochlearis und der oberen Quintuswurzel) stehen mit ihr in Verbindung. Ganglienkerne finden sich theils innerhalb der Zwei- oder Vierhügel, theils in den Verlauf der unter der Sylvischen Wasserleitung hingehenden Markstränge eingestreut. Diese paarigen, in der Mitte aber zusammenhängenden Markmassen, welche zunächst als Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verlängerten Marks erscheinen, dann aber sich durch weitere longitudinale Faserzüge verstärken, die aus den Vier- und Sehhügeln hervorkommen, werden während ihres ganzen Verlaufs von der Medulla oblongata an bis zum Eintritt in die Hemisphären die Hirnschenkel genannt. Das Säugethiergehirn enthält in dem zum Mittelhirngebiet gehörigen Theil der Hirnschenkel zwei deutlich umschriebene Ganglienkerne, von denen der eine, durch seine dunkle Färbung ausgezeichnet, die schwarze Substanz (substantia nigra, SÖMMERING) heißt (*s n* Fig. 31). Er trennt jeden Hirnschenkel in einen unteren,

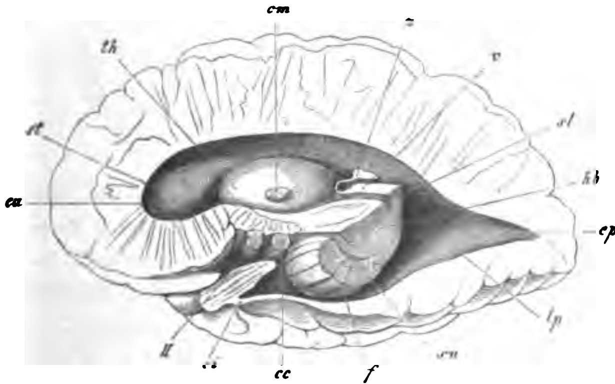


Fig. 31. Hirnschenkel und seitliche Hirnkammer der rechten Hemisphäre vom Menschen. *f* Fuß des Hirnschenkels. *sn* Schwarze Substanz. *hb* Haube. *sl* Schleife. *v* Vierhügelplatte. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* Mittlere Commissur. *cc* Corpus candicans. *st* Streifenhügel. *ca* Vorderes, *cp* hinteres, *ci* unteres Horn der seitlichen Hirnkammer. *tp* Balkentapete. *II* Sehnerv.

zugleich mehr nach außen gelegenen Theil, den Fuß (basis pedunculi, *f* Fig. 31 und 27), und in einen oberen, mehr der Mittellinie genäherten Theil, die Haube oder Decke (tegmentum pedunculi, *h b* ebend.). Der oberste und innerste Theil der Haube, welcher als ein am vorderen Ende schleifenförmig gewundenes Markband unmittelbar die Vierhügel trägt, wird Schleife (laqueus) genannt (*s l* Fig. 31). Ein zweiter Kern befindet

sich inmitten der Haube und wird, ebenfalls wegen seiner Farbe, als der rothe Kern derselben (nucleus tegmenti) bezeichnet (*h b* Fig. 36). Auf den Hirnschenkeln sitzen nun die Vierhügel (*v* Fig. 31), nach hinten mit dem oberen Kleinhirnstiel zusammenhängend, nach vorn und seitlich Markfasern abgebend, die theils der Haube des Hirnschenkels sich beimischen, theils in die Sehhügel übergehen, theils endlich die Ursprünge der Sehnerven bilden. Die Verbindung mit den Sehhügeln und mit den Sehnerven wird bei den Säugethieren durch die Vierhügelarme vermittelt (*l a* Fig. 28). Das vordere Vierhügelpaar hängt nämlich durch die vorderen Arme mit den Sehhügeln, das hintere durch die hinteren Arme mit dem inneren Kniehöcker zusammen. In dem Zwischenraume zwischen vorderem Vierhügelpaar und hinterem Ende der Sehhügel liegt die Zirbel (conarium) eingesenkt (*z* Fig. 28 und 31), ein gefäßreiches Gebilde, welchem genetisch wahrscheinlich die Bedeutung eines rudimentären Organs zukommt: man vermuthet in ihm den centralen Rest eines median gelegenen Sehorgans der Urwirbelthiere. Bei den Säugethieren sind die Vierhügel, wie schon früher (S. 48) bemerkt, vollkommen solide Gebilde. Sie sind durch eine Markplatte verbunden, welche nach hinten unmittelbar in das obere Marksegel und nach vorn in die an der Grenze zwischen Vier- und Sehhügeln gelegene hintere Commissur übergeht (*c p* Fig. 33).

6. Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn oder Sehhügelgebiet (thalami optici) steht bei allen niederen Wirbelthieren an Größe hinter dem Mittelhirn zurück (*f* Fig. 17, S. 46), erst bei den Säugethieren übertrifft es das letztere (*t h* Fig. 27, 28 und 31); doch erstreckt sich bei den Fischen eine paarige Verlängerung des Zwischenhirns nach unten zur Hirnbasis und tritt hier in Gestalt zweier halbkugeliger Erhabenheiten hervor, die unter den lobi optici und etwas nach vorn von denselben liegen. Es sind dies die unteren Lappen (lobi inferiores) des Fischgehirns (*l i* Fig. 21, S. 48). Sie enthalten einen Hohlraum, welcher mit dem dritten Ventrikel, jener spaltförmigen Oeffnung, die in Folge des vorderen Deckenrisses das Zwischenhirn in die beiden thalami trennt, in Verbindung steht. Wo die lobi inferiores zusammenstoßen, hängt an ihnen ein unpaares Gebilde, der Hirnanhang (hypophysis cerebri, ebend. *h*), welches nur in seiner oberen Hälfte eine Ausstülpung des Zwischenhirns, in seiner unteren dagegen ein Rest embryonalen Gewebes ist, das ursprünglich dem oberen Ende des Schlundes angehörte und bei der Entwicklung der Schädelbasis mit dem Zwischenhirn verbunden blieb. Die Hypophysis bleibt auch bei

den höheren Wirbelthieren bestehen, bei welchen in Folge der mächtigeren Entwicklung der Hirnschenkel die lobi inferiores ganz verschwunden sind (*h* Fig. 32). Hier kommt die gangliöse Substanz des Zwischenhirns an der Hirnbasis nur noch zwischen den aus einander weichenden Hirnschenkeln in Gestalt einer grau gefärbten Erhabenheit, des grauen

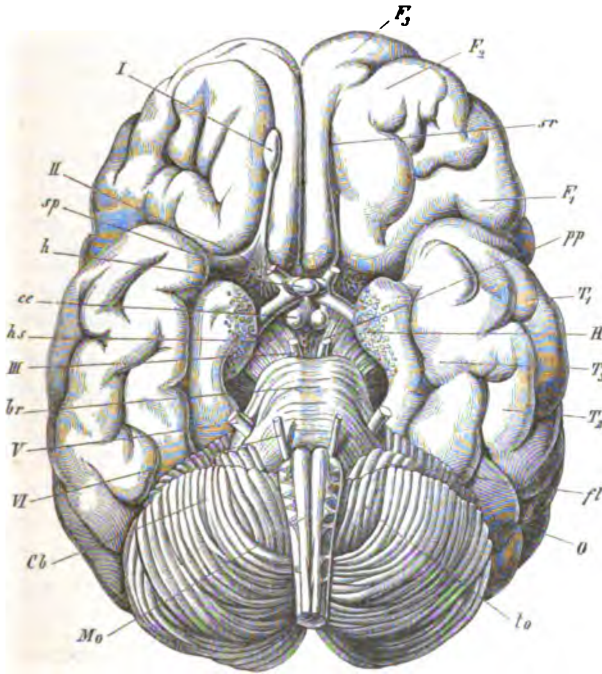


Fig. 32. Basis des menschlichen Gehirns. *Mo* Verl. Mark. *Cb* Untere Fläche des Kleinhirns. *fl* Flocke. *to* Tonsille. *br* Brücke. *hs* Hirnschenkel. *cc* Weiße Hügelchen. *h* Hirnanhang. *sp* Vordere durchbrochene Substanz (Riechfeld). *pp* Hintere durchbrochene Substanz (zwischen den auseinander weichenden Hirnschenkeln). *I* Riechnerv mit dem bulbus olfactor. (Auf der linken Hirnseite ist derselbe entfernt.) *II* Sehnerv. *III* Nerv. oculomotorius. *V* Trigeminus. *VI* Abducens. F_3 Untere Stirnwindung. F_2 Mittlere Stirnwindung. *sr* Riechfurche. F_1 Obere Stirnwindung. T_1 Obere, T_2 mittlere und T_3 untere Schläfenwindung. *O* Hinterhauptswindung. *H* Hippokampischer Lappen.

Höckers (tuber cinereum), zum Vorschein, der nach vorn gegen die Hypophysis hin mit einer trichterförmigen Verlängerung, dem Hirntrichter (infundibulum), zusammenhängt (*i* Fig. 18, *t* Fig. 27). Der Trichter enthält eine enge Höhle, die nach oben mit dem dritten Ventrikel communicirt. Der Eintritt kleiner Blutgefäße verleiht der grauen Substanz zwischen den Hirnschenkeln ein siebförmig durchbrochenes Ansehen, daher man diese Stelle als hintere durchbrochene Platte bezeichnet (lamina perforata

posterior, *p p* Fig. 32 und Fig. 27). Bei den Säugethieren schließen sich an den Boden des Zwischenhirns zwei markige Erhabenheiten, die weißen Hügel (corpora candicantia oder mammillaria) an (*c c*); wie Trichter und Hypophysis nach vorn, so begrenzen sie, unmittelbar vor dem Abschluss der Brücke gelegen, den grauen Hügel nach hinten; ihre genetische Bedeutung ist noch unbekannt.

Gleich dem Mittelhirn enthält auch das Zwischenhirn die graue Substanz theils als Höhlen-, theils als Kernformation. Zunächst ist nämlich der Hohlraum des dritten Ventrikels von einem grauen Beleg bekleidet, welcher zugleich einen dünnen Markstrang überzieht, der die beiden Sehhügel vereinigt und die mittlere Commissur genannt wird (Fig. 31 *cm*). Dieses Höhlengrau des dritten Ventrikels erstreckt sich bis an die Hirnbasis herab, wo es in den grauen Höcker und Trichter unmittelbar übergeht. Außerdem aber sind im Innern der Sehhügel mehrere durch Markmassen von einander getrennte Ganglienkerne eingestreut (Fig. 36 *th*). Ebensolche sind in zwei kleineren hügelähnlichen Erhabenheiten zu finden, die bei den Säugethieren den hinteren Umfang des Sehhügels begrenzen und äußerlich mit demselben zusammenhängen, in dem äußeren und inneren Kniehöcker (*k' k* Fig. 28 S. 59). Mit beiden Kniehöckern ist der Ursprung des Sehnerven verwachsen, in den inneren Kniehöcker geht außerdem der vordere Vierhügelarm über. Während der vordere und äußere Umfang des Sehhügels sich sanft abgedacht zeigt, ist nach hinten die obere von der unteren Fläche desselben durch einen wulstigen Rand geschieden, den man das Polster (pulvinar) nennt (*p v* Fig. 27).

7. Vorderhirn.

Das Vorderhirn sitzt in den Anfängen seiner Entwickelung dem Zwischenhirn als eine ursprünglich einfache, später, in Folge der Fortsetzung des vorderen Deckenrisses auf dasselbe, paarige Blase auf, deren beide Hälften am Boden zusammenhängen. An der Stelle, wo der Deckenriss des Zwischenhirns sich in die Längsspalte der Hemisphären fortsetzt, steht ursprünglich der dritte Ventrikel mit den Aushöhlungen der beiden Hemisphärenbläschen in offenem Zusammenhang. Bei allen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Fische, deren Hemisphären solide Gebilde sind (S. 48), wuchert der Gefäßfortsatz, der in den Hohlraum des Zwischenhirns sich einsenkt, aus diesem in die beiden Hemisphärenbläschen. Indem nun das Zwischenhirn durch Nervenmasse so ausgefüllt wird, dass nur der dritte Ventrikel übrig bleibt, verschließen sich auch jene Communicationsöffnungen bis auf zwei sehr enge Zugänge am vordern Ende des dritten Ventrikels,

welche den Eintritt der Gefäße in die beiden Hirnkammern gestatten, die Monro'schen Oeffnungen (*m o* Fig. 33), die Reste der ursprünglichen Monro'schen Spalten (Fig. 23 S. 52). Sie sind vorn durch eine Markscheidewand von einander getrennt, welche die hintere Vereinigungsstelle der beiden Hemisphärenblasen darstellt. Der Boden dieser Scheidewand wird meist durch stärkere Markbündel gebildet, welche von der einen

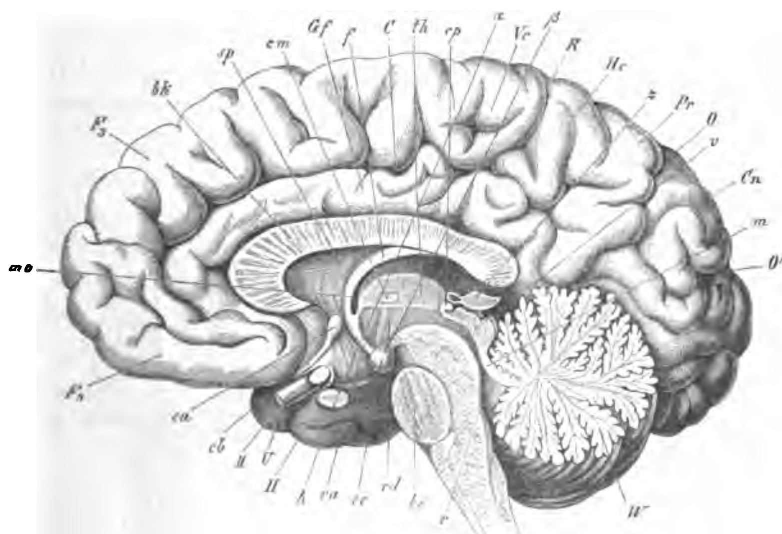


Fig. 33. Medianschnitt des menschlichen Gehirns. *r* Rautengrube. *br* Hirnbrücke. *cc* Corpus candicans. *rd* Absteigende, *ra* aufsteigende Wurzel des Gewölbes. *h* Hypophysis. *II* Sehnerv. *ca* Vordere Commissur. *cb* Weiße Bodencommissur. *mo* Monro'sche Oeffnung. *bk* Balken. *sp* Durchsichtige Scheidewand (septum pellucidum). *f* Gewölbe (fornix). *cm* Mittlere Commissur. *th* Sehhügel. *cp* Hintere Commissur. *z* Zirbel. *r* Vierhügel. *m* Vorderes Marksegel. *W* Wurm des Cerebellum mit dem Lebensbaum. F_3 Untere Stirnwindung. *Gf* Bogenwindung (gyrus fornicatus). *C* Begrenzungsfurche der Bogenwindung (fissura calloso-marginalis). *R* Rolando'sche Furche. *Vc* Vordere Centralwindung. *Hc* Hintere Centralwindung. *H* Hippokampischer Lappen. *U* Hakenwindung (gyrus uncinatus). *Pr* Vorzwickel (Praecuneus). *O* Senkrechte Occipitalfurche. *Cn* Zwickel (Cuneus). *O'* Horizontale Occipitalfurche. α, β Richtungen der in Fig. 36 dargestellten Querschnitte.

Seite zur andern ziehen, die vordere Commissur (*c a*). Schon bei den Reptilien, noch mehr aber bei den Vögeln und Säugethieren wachsen die Hemisphären so bedeutend, dass das Zwischenhirn von ihnen mehr oder weniger vollständig überwölbt wird. In Folge dessen buchten sich auch die seitlichen Hirnkammern nach hinten aus, und es erscheinen nun die Sehhügel nicht mehr als ein hinter den Hemisphären gelegener Hirntheil, sondern als Hervorragungen, welche mit dem größten Theil ihrer Oberfläche in die seitlichen Hirnkammern hineinragen und nur noch mit ihrer inneren Seite dem dritten Ventrikel zugekehrt sind.

Im Vorderhirn kommt die graue Substanz in ihren drei Formationen vor: als Höhlengrau bedeckt sie die Wände des dritten Ventrikels, also namentlich die demselben zugekehrten innern Flächen der Sehhügel und die Höhle des Trichters, sowie dessen ganze Umgebung, als Gangliengrau bildet sie ansehnliche Massen, welche in den Verlauf der unter dem Sehhügel hervorkommenden Fortsetzungen der Hirnschenkel eingesprengt sind, als Rindengrau endlich überzieht sie den ganzen Hemisphärenmantel. Durch die Lagerung dieser grauen Substanzanhäufungen und ihr Verhältniss zu den Markfaserstrahlungen ist wesentlich die Structur des Vorderhirns bedingt. Bei allen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Fische und Amphibien, lagern sich die Ganglienkerne auf dem Boden der seitlichen Hirn-

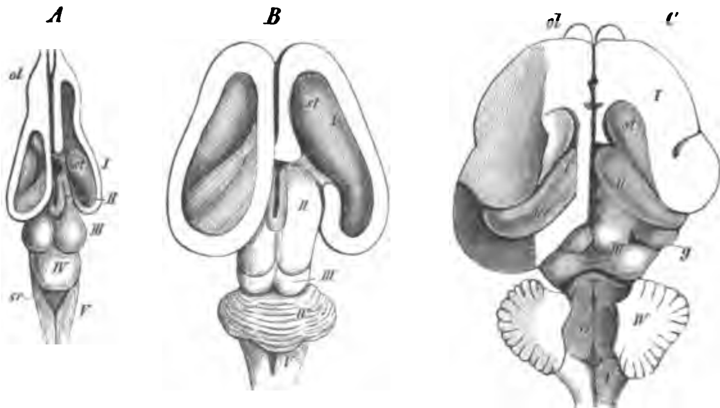


Fig. 34. Differenzirung der Hirnganglien, nach Gegenbaur. *A* Gehirn einer Schildkröte, *B* eines Rinderfötus, *C* einer Katze. Links ist das Dach der seitlichen Hirnkammer abgetragen, rechts außerdem das Gewölbe entfernt; in *C* ist zugleich an der linken Seite der Uebergang des Gewölbes in das Ammonshorn bloßgelegt. *I* Großhirn. *II* Thalami optici. *III* Lobi optici oder Vierhügel. *IV* Cerebellum. *V* Verl. Mark. *ol* Riechkolben. *st* Streifenhügel. *f* Gewölbe. *h* (in *C*) Ammonshorn. *g* (ebend.) Kniehöcker. *sr* Rautengrube.

kammern ab. Sie bilden hier hügelähnliche Hervorragungen, aus denen die Markfasern gegen die Hemisphärenoberfläche ausstrahlen.

Die tiefste Lage des Bodens der seitlichen Hirnkammern wird demnach durch die Fortsetzungen der divergirend nach oben tretenden Hirnschenkel gebildet. Auf ihnen ruhen zunächst die Sehhügel, aus welchen sich den unter ihnen nach vorn und außen tretenden Hirnschenkelbündeln weitere verstärkende Markmassen beimischen. In diese Endausstrahlungen des Hirnschenkels am vorderen und äußeren Umfang des Sehhügels sind dann nochmals umfangreiche Ganglienkerne eingestreut, welche bewirken, dass sich der Boden des Seitenventrikels als ein ansehnlicher Hügel erhebt, der den Sehhügel vorn und außen umfasst, der Streifenhügel

(corpus striatum, *s t* Fig. 34 und 35). Sein vor dem Sehhügel gelegenes kolbenförmiges Ende heißt der Kopf, der schmälere den äußeren Umfang des Sehhügels umgebende Theil der Schweif. Die Oberfläche dieses mit dem Sehhügel den ganzen Boden der Seitenkammer ausfüllenden Körpers wird in ziemlich dicker Lage von grauer Substanz bedeckt, während der Sehhügel auf seiner in die Seitenkammer hineinragenden Oberfläche von einer weißen Markschichte überzogen ist. An der Grenze zwischen Seh- und Streifenhügel liegt ein schmales Markband, der Grenzstreif (stria cornea, *sc* Fig. 35). Die Ganglienkerne des Streifenhügels bilden bei den Säugethieren drei Anhäufungen von charakteristischer Form. Die eine hängt mit der grauen Bedeckung dieses Hügels unmittelbar zusammen und wird, weil sie der um die Peripherie des Sehhügels bogenförmig geschweiften Form desselben entspricht, als der geschweifte Kern (nucleus caudatus) bezeichnet (*st* Fig. 36); er bildet mit den unter ihm beginnenden Markmassen den Streifenhügel im engeren Sinne. Ein zweiter sehr ansehnlicher Kern, der Linsenkern (nucleus lentiformis) liegt nach außen vom vorigen (*lk*); sein verticaler Durchschnitt bildet ein Dreieck, dessen Spitze gegen den innern Rand des Streifenhügels gekehrt ist, während seine Basis weit nach außen in das Hemisphärenmark hineinreicht; die graue Substanz des Linsenkerns ist durch zwischentretendes Mark in drei Glieder, zwei äußere von bandförmiger, ein inneres von dreieckiger Form geschieden. Der dritte Streifenhügelkern findet sich nach außen vom Linsenkern als ein schmaler ebenfalls bandförmiger Streifen, welcher das dritte Glied des Linsenkerns umfasst: der bandför-

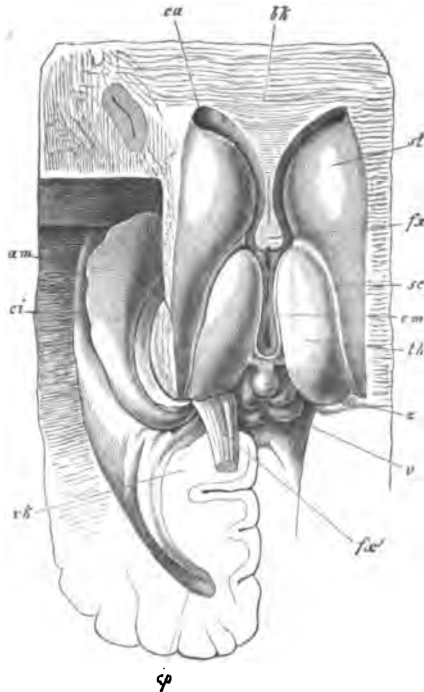


Fig. 35. Die Hirnhügel des Menschen, zum Theil nach Arnold. Links ist zugleich der untere und hintere Theil der seitlichen Hirnkammer mit dem Ammonshorn und der Vogelklaue freigelegt. *v* Vierhügel. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* Mittlere Commissur. *sc* Hornstreif (stria cornea). *st* Streifenhügel. *fx* Vorderer Theil des Gewölbes, *bk* vorderer Theil des Balkens, beide durchschnitten. *fx'* Hinterer Theil des Gewölbes zurückgeschlagen. *ci* Unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Ammonshorn. *cp* Hinteres Horn des Seitenventrikels. *vk* Vogelklaue.

mige Kern (nucleus taeniaeformis) oder wegen seiner nahen Lage an der Hirnoberfläche die Vormauer (claustrum) genannt (*cl*); nach abwärts von ihm, nahe der Rinde der Hirnbasis, liegt endlich noch ein weiterer kleiner Kern, die Mandel (amygdala, *mk*)[1]. In diese Ganglienkerne der Hemisphären treten die meisten der von unten herankommenden Hirnschenkelfasern ein, nur wenige scheinen unter dem Streifenhügel weiter zu ziehen, ohne dessen graue Massen zu berühren. Aus den genannten Ganglienkernen kommen dann neue Markbündel hervor, welche nun nach

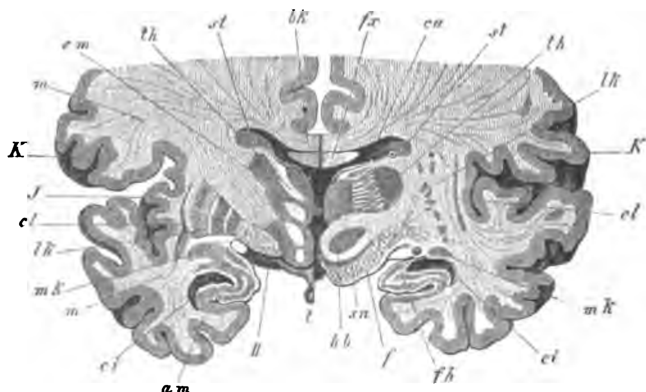


Fig. 36. Querschnitt durch das Großhirn des Menschen, Ansicht von hinten, zum Theil nach REICHERT. Der obere Theil der Hemisphärendecke ist weggelassen. Auf der linken Seite ist der Schnitt in der Richtung α, auf der rechten in der Richtung β Fig. 33 geführt. Der Schnitt links geht also durch die mittlere Commissur und den Hirnanhang, der Schnitt rechts etwas weiter rückwärts durch den hinteren Theil des Sehhügels und das Corpus candicans. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* Vorderes Horn des Seitenventrikels. *st* Kern des Streifenhügels (geschweifter Kern). *th* Sehhügelkerne. (Man unterscheidet einen äußeren, einen inneren, den 3. Ventrikel begrenzenden, und einen oberen Kern.) *cm* Mittlere Commissur. *K* Klappdeckel. *J* Insellappen. *m* Ausstrahlungen des Stabkranzes. *lk* Linsenkern. (Auf der linken Seite sind die drei Glieder des Linsenkerns sichtbar.) *cl* Vormauer. Zwischen *cl* und dem Linsenkern liegt die äußere Kapsel des letzteren. *mk* Mandelkern. *ci* Unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Durchschnitt des Ammonshorns. *II* Sehnerv. *t* Trichter und Hirnanhang. *f* Fuß des Hirnschenkels. *sn* Schwarze Substanz. *hb* Haube mit dem rothen Kern. *fh* Schlitz im Unterhorn des Seitenventrikels, durch welchen ein Gefäßfortsatz in dasselbe eintritt (fissura hippocampi).

den verschiedensten Richtungen im ganzen Umfang des Streifenhügels gegen die Hirnrinde hin ausstrahlen. Diese letzte Abtheilung des großen longitudinalen Faserverlaufs, der mit den Rückenmarkssträngen beginnt, dann in die Stränge des verlängerten Marks übergeht und hierauf zu den Bündeln der Hirnschenkel sich ordnet, ist der Stabkranz (corona

1) Von vielen Anatomen wird nur der geschweifte Kern als Streifenhügel bezeichnet, der Linsenkern also nicht zu demselben gerechnet. Vormauer und Mantel sind nach der Form ihrer Zellen nicht als eigentliche Ganglienkerne, sondern als Theile der Hirnrinde zu betrachten, von dieser durch eine zwischengeschobene Markschichte getrennt.

radiata, *m*). Seine Anordnung wird wesentlich bedingt durch die oben geschilderten Verhältnisse, welche der Bildung der Seitenventrikel zu Grunde liegen. Indem die in die letzteren hereingetretenen Gefäßfortsätze den Boden bedecken, müssen die als Fortsetzungen des Hirnschenkels weiterstrahlenden Markfasern des Stabkranzes die Gefäßfortsätze an ihrer Peripherie bogenförmig umfassen, um zur Rinde zu gelangen.

Dem Vorderhirn gehören als eine letzte Abtheilung die beiden Riechkolben oder Riechwindungen an. Bei den meisten Fischen so ansehnlich entwickelt, dass sie manchmal den Umfang des ganzen übrigen Vorderhirns übertreffen, treten sie in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere, namentlich bei den Vögeln, mehr zurück, um bei den niederen Säugethieren wieder in relativ bedeutender Größe zu erscheinen. (Vgl. Fig. 17, 18, 29 und 34). Sie bilden hier besondere Windungen, welche, von der Hirnbasis ausgehend, den Stirntheil des Vorderhirns mehr oder weniger nach vorn überragen. Das Innere der Riechwindungen enthält eine Höhle, die mit den seitlichen Hirnkammern communicirt. Bei einigen Säugethierordnungen, nämlich bei den Cetaceen und in geringerem Grade bei den Affen und dem Menschen, verkümmern diese Gehirntheile, sie treten nun weit zurück unter das Stirnhirn, als kolbenförmige Gebilde, die an einem schmalen Stiel, dem Riechstreifen, am mittleren Theil der Gehirnbasis aufsitzen (Fig. 32 S. 65). Die hier den Riechstreifen zum Ursprung dienende Fläche wird das Riechfeld oder wegen ihrer von dem Eindringen kleiner Gefäße herrührenden siebähnlichen Beschaffenheit die vordere durchbrochene Platte (lamina perforata anterior) genannt (*sp* Fig. 27 und 32).

Mit der vollkommeneren Entwicklung des Vorderhirns erfahren die von demselben umschlossenen Höhlen, die beiden Seitenventrikel, theils in Folge des Wachsthums der sie bedeckenden Hemisphärenmasse, theils durch das Auftreten besonderer Gebilde, die in die Höhle hineinragen, wesentliche Umgestaltungen. Da sich das Hemisphärenbläschen bei der Ueberwölbung des Zwischen- und Mittelhirns mit seiner hinter der Sylvischen Grube gelegenen Abtheilung zugleich nach abwärts krümmt (Fig. 16 und 22 S. 44 und 51), so besitzt der Seitenventrikel bei den Säugethieren zwei Ausbuchtungen, Hörner genannt (cornua ventriculi lateralis), eine vordere mit gewölbter Außenwand, und eine untere, deren Ende sich zu einer Spitze verjüngt. Bei der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphärenblase hat, wie schon S. 53 bemerkt wurde, auch die ursprüngliche Communicationsöffnung dieser mit dem dritten Ventrikel, die Monro'sche Spalte, die ganze Wachsthumsbewegung der Hemisphäre mitgemacht: indem sie sich ebenfalls um den Hirnstamm zuerst nach hinten und dann nach unten biegt, fällt ihr ursprünglich oberes Ende mit der Spitze des

unteren Horns zusammen. Der so auf die Vorderwand des unteren Horns fallende Theil der Spalte bildet einen Schlitz (die später zu erwähnende fissura hippocampi), der durch einen in das untere Horn eintretenden Gefäßfortsatz der weichen Hirnhaut geschlossen ist (*fh* Fig. 36). So bleibt demnach die ursprüngliche Monro'sche Spalte an ihrem Anfang und Ende offen, die Mitte aber wird durch Markfasern geschlossen, welche den sogleich näher zu betrachtenden Theilen des Gewölbes und des Balkens angehören.

Diese Gestaltung der Seitenventrikel erfährt in dem Gehirn der Primaten (der Affen und des Menschen) noch eine weitere Veränderung, die mit der stärkeren Entwicklung des Occipitaltheils der Hemisphären zusammenhängt. Indem nämlich die Außenwand des Seitenventrikels stark nach hinten wächst, ehe sie sich nach unten wendet, verlängert sich der Ventrikel selbst in der nämlichen Richtung: es bildet sich so außer dem oberen und unteren auch ein hinteres Horn (*cp* Fig. 31 S. 63). Wie schon die äußere Form des Occipitalhirns erkennen lässt, steht das nach hinten gerichtete Wachsthum mit einem plötzlichen Knick stille, um nach vorn und hinten sich fortzusetzen. Dies findet auch in der Form des Hinterhorns seinen Ausdruck, indem dasselbe noch mehr als das Unterhorn zu einer feinen Spitze ausgezogen ist. Bei den Affen ist das Hinterhorn kleiner als beim Menschen; bei anderen Säugethieren mit stark entwickelten Hemisphären, wie z. B. bei den Cetaceen, finden sich nur Spuren oder Anfänge eines solchen.

8. Gewölbe und Commissurensystem.

An der vorderen Begrenzung der ursprünglichen Monro'schen Spalte sind die beiden Hemisphären längs einer Linie verwachsen, die man als Grenzlamelle (lamina terminalis) bezeichnet (*bd* Fig. 23, S. 52). Indem sich nun der Hemisphärenbogen um die Axe des Zwischenhirns nach hinten wendet, wird die Grenzlamelle in entsprechender Weise gebogen. Der unterste und vorderste Abschnitt derselben wird zu einem transversalen Faserband, welches als vordere Commissur die beiden Hemisphären verbindet (*k* ebend.); im weiteren Verlauf trennen sich dagegen ihre beiden Markhälften und werden zu longitudinalen, von vorn nach hinten gerichteten Faserbändern zu beiden Seiten der Mittelspalte. Ein Anfang dieser Longitudinalfasern findet sich schon bei den Vögeln, stärker entwickelt sind dieselben erst im Säugethierhirn, sie bilden hier das Gewölbe (fornix). Vorn dicht an einander liegend divergiren die beiden Schenkel des Gewölbes nach hinten. Die Markfasern ihres vorderen Endes reichen bis an die Hirnbasis herab, wo sie mit dem Mark der weißen Hügel-

chen (corpora candicantia) zusammenhängen (Fig. 33). Die Fasern ihres hinteren Endes zerstreuen sich beim Menschen und Affen in zwei Bündel, von denen das eine, schwächere an die Innenwand des hinteren Horns, das andere stärkere an die Innenwand des unteren Horns vom Seitenventrikel zu liegen kommt. Den so im Hinterhorn entstehenden Vorsprung bezeichnet man als die Vogelklaue (pes hippocampi minor), den im Unterhorn entstehenden als das Ammonshorn (pes hippocampi major, Fig. 35). Doch tragen zur Bildung dieser Erhabenheiten noch andere Theile bei, die wir sogleich werden kennen lernen. Bei den übrigen Säugethieren, bei welchen es nicht zur Entwicklung eines Hinterhorns kommt, und denen daher natürlich auch eine Vogelklaue fehlt, geht die ganze Fasermasse des Gewölbes in das Ammonshorn über[1].

Mit der Bildung des Gewölbes scheint die Entstehung eines andern Fasersystems von transversaler Richtung, welches in noch höherem Grade ausschließliches Merkmal des Säugethierhirns ist, in naher Verbindung zu stehen. Bei den Monotremen und Beutelthieren nämlich kommen aus dem Ammonshorn Fasern hervor, welche die in dasselbe eintretenden Fasern des Gewölbes bedecken und über dem Zwischenhirn zur entgegengesetzten Hirnhälfte treten, um sich hier ebenfalls in das Ammonshorn einzusenken. Die so entstandene Quercommissur der beiden Ammonshörner ist die erste Anlage des Balkens (corpus callosum). Bei den implacentalen Säugethieren, bei denen in dieser Weise der Balken auf eine bloße Quercommissur zwischen den beiden Ammonshörnern beschränkt bleibt, ist die vordere Commissur, ebenso wie bei den Vögeln, sehr stark, zwischen ihr und dem Balken bleibt aber ein freier Raum. Bei den placentalen Säugethieren treten zu dieser Commissur der Ammonshörner weitere transversale Faserzüge hinzu, welche in das übrige Hemisphärenmark ausstrahlen. Sie entwickeln sich zuerst am vorderen Ende des künftigen Balkens, so dass die Ausbildung des letzteren von vorn nach hinten fortschreitet. Zugleich nimmt die vordere Commissur an Stärke ab und tritt mit dem vorderen Ende des Balkens, dem sogenannten Schnabel (rostrum) desselben, durch eine dünne, ebenfalls transversale Marklamelle in Verbindung (Fig. 33 *ca*). Durch diese Verbindung der vorderen Commissur mit dem Balken-

---

1) Ueber die Frage, ob die Affen gleich dem Menschen ein hinteres Horn des Seitenventrikels und einen pes hippocampi minor besitzen, ist ein ziemlich unfruchtbarer Streit zwischen Owen, der diese Theile im Affengehirn leugnete, und Huxley geführt worden. Vgl. Huxley, Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur, deutsch von Carus. Braunschweig 1863, S. 128. Schon die älteren Autoren über das Affengehirn, wie Tiedemann (Icones cerebri, p. 54), bilden das hintere Horn ab. Owen selbst beschreibt in seinem späteren Werk den Anfang eines solchen beim Delphin (Anatomy of vertebrates, vol. III, p. 120). Die Vogelklaue existirt, wie Huxley gezeigt hat, bei den anthropoiden Affen, ähnlich wie auch das Hinterhorn, nur schwächer entwickelt als beim Menschen.

schnabel wird die Longitudinalspalte des großen Gehirns nach vorn geschlossen. Zwischen dem breiten hinteren Ende des Balkens, dem Wulst (splenium) desselben, und der oberen Fläche des Kleinhirns aber bleibt ein enger Zugang, durch welchen der dritte Ventrikel nach außen mündet (dieser Zugang ist in Fig. 33 zwischen der Zirbel und dem Balkenwulst als dunkel gehaltene Partie sichtbar). Derselbe geht zu beiden Seiten in enge Spalten über, die in die Seitenventrikel führen: es ist dies der Rest jenes vorderen Deckenrisses, durch den die Gefäßhautfortsätze in die drei vorderen Hirnkammern eintreten (S. 66).

Bei den meisten Säugethieren bildet die Ammonscommissur noch fortan einen verhältnissmäßig großen Theil des ganzen Balkens (*b k* Fig. 37 *A*). Da ferner bei ihnen das Occipitalhirn wenig entwickelt ist und gleichzeitig die vorderen Hirnganglien, die Seh- und Streifenhügel, an Masse weit unbedeutender sind, so ist das Ammonshorn bis an den Ursprung des Gewölbes herangerückt. Das letztere fällt aber jederseits sogleich in zwei Abtheilungen aus einander, von denen die eine vorn, die andere hinten das Ammonshorn umfasst (*f* und *f'* Fig. 37 *B*) [1]).

Zwischen dem Balken und den unter ihm hinziehenden Schenkeln des Gewölbes breiten zwei dünne, senkrechte Marklamellen sich aus, welche einen engen spaltförmigen Raum zwischen sich lassen: die durchsichtigen Scheidewände (septa lucida, *s p* Fig. 33). Diese bewirken sammt dem Gewölbe den Verschluss der seitlichen Hirnkammern nach innen, nur der Anfang der Monro'schen Spalte bleibt hinter dem vorderen Anfang der Gewölbsschenkel als die sogenannte Monro'sche Oeffnung bestehen (*m o* Fig. 33). Zwischen den beiden Seitenhälften der durchsichtigen Scheidewand bleibt ferner ein spaltförmiger, nach hinten mit dem dritten Ventrikel communicirender Hohlraum, der ventriculus septi lucidi. Die Ausstrahlungen des Balkens bilden die Decke und einen Theil der äußeren Wand der seitlichen Hirnkammern; sie umgeben die Außenfläche des Linsenkerns, als äußere Kapsel desselben, und sie kreuzen sich in ihrem Verlauf nach der Hirnrinde, in der sie endigen, überall mit den Fasern des Stabkranzes, ausgenommen in ihrer hinteren Abtheilung, welche den Ammonshörnern und ihrer Umgebung zugehört, Theilen, in die keine Stabkranzfasern eindringen. Diese hintere Abtheilung des Balkens bleibt bei den niederen Säugethieren eine reine Commissur der Ammonshörner (Fig. 37 *A*), bei den Primaten aber scheidet sie sich in zwei Theile, in einen inneren, der in das Ammonshorn und die Vogelklaue (*a m* und *v k* Fig. 35) übergeht, und in einen äußeren, der sich vor den zur Rinde

[1]) In der menschlichen Anatomie wird derjenige Theil des Balkens, welcher die beiden Ammonshörner verbindet, als Psalterium bezeichnet.

des Occipitalhirns tretenden Stabkranzfasern nach unten umschlägt (*m'* Fig. 38), um die Außenwand des hintern Horns vom Seitenventrikel zu bilden: man bezeichnet ihn hier als Balkentapete (*tp* Fig. 31, S. 63).

Die nämliche Richtung, welche das Gewölbe, der aus der vorderen Grenzlamelle des Monro'schen Spaltes hervorgegangene Faserzug, einschlägt, theilt sich bei der Umwachsung des Stammhirns durch den Hemisphärenbogen auch dem unmittelbar vor jener Grenzlamelle gelegenen Theil der Hemisphärenwand mit. Aber während das Gewölbe wegen der anfänglichen Verwachsung nicht von grauer Rinde überzogen ist, bleibt jener ursprünglich nicht verwachsene Theil vor ihr, der nachher in Folge der Hemisphärenwölbung über das Gewölbe zu liegen kommt, an seiner me-

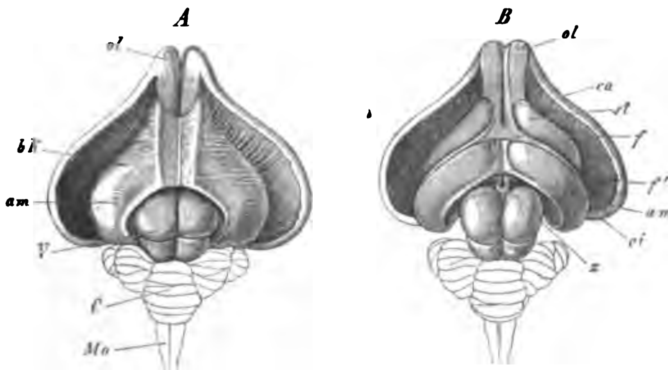


Fig. 37. Anatomie des Kaninchengehirns. In *A* ist die Hemisphärendecke zurückgeschlagen, so dass der Balken vollständig sichtbar wird. In *B* sind durch Entfernung des Balkens die seitlichen Hirnkammern geöffnet. *Mo* Verl. Mark. *C* Kleinhirn. *V* Vierhügel. *z* Zirbel. (In *B* ist zur Seite von *z* der Anfang der von den Ammonshörnern bedeckten Sehhügel sichtbar.) *am* Ammonshorn. *bk* Balken. (Nach vorn von der Linie *bk* liegt der in das Hemisphärenmark übergehende Theil des Balkens, dessen Faserkreuzung mit den Stabkranzbündeln sichtbar ist; hinter *bk* beginnt die Ammonscommissur.) *ol* Riechkolben. *ca* Vorderhorn des Seitenventrikels. *st* Streifenhügel. *f* Vorderer, *f'* hinterer Theil des Gewölbes. *ci* Unterhorn des Seitenventrikels.

dianen Seite von Rinde bedeckt. Nachdem der Durchbruch des Balkens erfolgt ist, wird er durch diesen vom Gewölbe getrennt und bildet nun eine den Balken bedeckende longitudinale Hirnwindung, die man als die Bogenwindung oder Zwinge bezeichnet (gyrus fornicatus, cingulum *Gf* Fig. 33 S. 67). Bei solchen Säugethieren, bei denen der Stirntheil des Vorderhirns relativ wenig entwickelt und die Bogenwindung stark ist, tritt ihr Anfang vorn unmittelbar hinter der Basis der Riechstreifen zu Tage. Hinten kommt die Bogenwindung, nachdem sie sich um den Balken herumgeschlagen, ebenfalls an der Hirnbasis zum Vorschein; sie geht hier in eine nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene und die Medianspalte begrenzende Windung über, welche als Ammonswindung (gyrus

hippocampi) die Außenwand des Ammonshorns bildet (*H* Fig. 33). An der Grenze des Balkens hört der Rindenbeleg auf, die untere dem Balken zugekehrte Fläche der Bogenwindung ist daher rein markig. Nur im hinteren Abschnitt derselben hat sich ein schmaler, von der übrigen Rinde isolirter Streifen grauer Substanz erhalten, welcher als **graue Leiste**

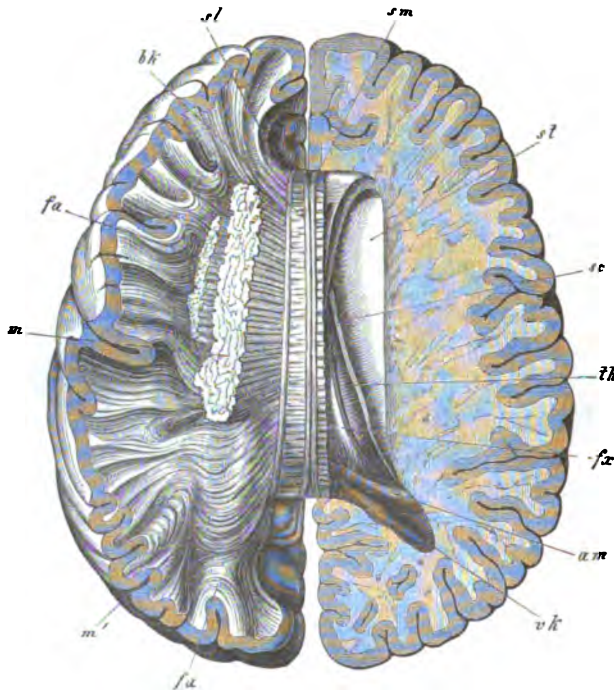


Fig. 38. Hirnbalken und seitliche Hirnkammer vom Menschen. (Gehirn in Alkohol gehärtet.) Auf der linken Seite ist die Hemisphärendecke so weit entfernt, dass der mittlere Theil des Balkens frei liegt, dann sind die Faserungen desselben in das Hemisphärenmark dargestellt. Auf der rechten Seite ist ein Schnitt geführt, der den Seitenventrikel von oben öffnet. *bk* Balken. *sm* Mittlerer Längsstreif oder Balkennaht (stria media). *sl* Seitlicher Längsstreif oder bedecktes Band (taenia tecta), zur Bogenwindung gehörig. *m* Kreuzung der Balkenstrahlung mit der Faserung des Stabkranzes. *m'* Hinterer ungekreuzter Theil der Balkenstrahlung. (Bei *m'* schlägt sich derselbe nach unten, um die äußere Wand des Hinterhorns, die Balkentapete (*tp* Fig. 31), zu bilden.) *fa* Bogenfasern (fibrae arcuatae), welche die Rindentheile benachbarter Windungen mit einander verbinden. *st* Streifenhügel. *sc* Hornstreif. *th* Sehhügel (großentheils verdeckt durch die folgenden Theile). *fx* Gewölbe. *am* Ammonshorn. *vk* Vogelklaue.

(fasciola cinerea) bezeichnet wird und unmittelbar den Balken bedeckt (*fc* Fig. 39). Die weißen Longitudinalfasern der Bogenwindung, welchen die graue Leiste aufsitzt, sind während des ganzen Verlaufs derselben von dem übrigen Mark getrennt, so dass sie bei der Ablösung vom Balken nebst der sie in ihrem hinteren Abschnitt überziehenden grauen Leiste

als ein weißer Markstreifen, das **bedeckte Band** (taenia tecta) genannt, auf dem Balken sitzen bleiben (*s l* Fig. 38 und 39). Die Trennung des bedeckten Bandes und der grauen Leiste von der übrigen Mark- und Rindensubstanz der Bogenwindung erhält dadurch ihre Bedeutung, dass jene Gebilde auch beim Uebergang der Bogen- in die Ammonswindung getrennt bleiben [1]). Mark und Rinde der Bogenwindung gehen nämlich unmittelbar in Mark und Rinde des gyrus hippocampi über, so dass beide eigentlich eine einzige Windung bilden, deren beide Theile sich nur dadurch unterscheiden, dass der gyrus fornicatus an seiner unteren, dem Balken zugekehrten Fläche nicht von Rinde belegt ist, während sich beim Uebergang in den gyrus hippocampi die Rinde wieder über die ganze Oberfläche ausbreitet. An der Stelle nun, wo die Bogenwindung den Balkenwulst verlassend zum gyrus hippocampi wird, und wo demnach die bisher nur die innere Oberfläche überziehende Rinde auf die untere sich ausdehnt, trennt sich das bedeckte Band von dem übrigen Mark der Windung, indem es auf der Oberfläche der Rinde des gyrus hippocampi zu Tage tritt. Hierdurch muss sich aber auch die graue Leiste, welche das bedeckte Band unten überzieht, von der übrigen Rinde trennen, da das bedeckte Band zwischen beiden sich ausbreitet. An dieser Stelle ist also die Hirnrinde von einer weißen Markschicht und die letztere abermals von grauer Rinde bedeckt, wobei aber diese oberflächlichsten aus dem bedeckten Band und der grauen Leiste stammenden Schichten örtlich beschränkt bleiben, da sie nur den gyrus hippocampi und diesen nicht einmal vollständig überziehen. Beide verhalten sich übrigens in ihrer Ausbreitung verschieden. Das Mark des bedeckten Bandes verbreitet sich über die ganze Rinde des gyrus hippocampi als eine äußerst dünne netzförmig durchbrochene Schichte, sie bildet so als stratum reticulare die einzige weiße Markausbreitung auf der Rindenoberfläche der Hemi-

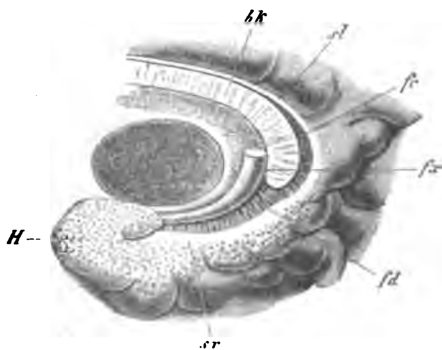


Fig. 39. Die Ammonswindung mit den angrenzenden Theilen des Balkens und Gewölbes vom Menschen. *bk* Balken. *sl* Bedecktes Band. *fc* Graue Leiste (fasciola cinerea). *fd* Gezahnte Binde (fascia dentata), Fortsetzung der grauen Leiste. *fx* Unteres Ende des Gewölbes. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *sr* Netzförmige Substanz (substantia reticularis alba).

1) Nicht zur Bogenwindung, sondern zum Balken selbst wird der die sogenannte Balkennaht bildende mittlere Längsstreif (*sm* Fig. 38) gerechnet.

sphären (*sr* Fig. 39, s. a. *H* Fig. 33 S. 67). Die graue Leiste aber behält ihr bandförmiges Ansehen, sie überzieht nicht die ganze Markstrahlung des bedeckten Bandes, sondern nur jene Stelle derselben, welche in die den gyrus hippocampi nach innen begrenzende Furche zu liegen kommt; wegen der äußeren Form, die sie an dieser Stelle ihres Verlaufes hat, wird sie hier als gezahnte Binde (fascia dentata) bezeichnet (*fd* Fig. 39). Jener Furche, welche den gyrus hippocampi nach innen begrenzt, entspricht nun am unteren Horn des Seitenventrikels das in die Höhle desselben vorspringende Ammonshorn. So wird die Bildung des Ammonshorns, zu der, wie wir oben gesehen haben, Fasern des Gewölbes und des Balkens beitragen, durch den Antheil, welchen die verschiedenen Theile der Bogenwindung an ihr nehmen, vollendet. Der markige Beleg, der die Kammeroberfläche des Ammonshorns überzieht, wird durch die Fasern des Gewölbes und des Balkens gebildet (Fig. 40). Darauf folgt als erste graue Schichte die Rinde des gyrus hippocampi (*r*), nach außen von ihr kommt als zweite Markschichte die Fortsetzung des bedeckten Bandes oder die auf der Rinde des gyrus hippocampi ausgebreitete substantia reticularis (*H*), und auf sie endlich folgt als zweite graue Schichte die gezahnte Binde, die Fortsetzung der grauen Leiste (*fd*). Letztere erstreckt sich wie gesagt nur in die dem Ammonshorn entsprechende Furche hinein. In dieser findet zugleich die Lage der reticulären Substanz ihre innere Grenze; an der Stelle, wo dies der Fall ist, hängt die graue Schichte der gezahnten Binde mit der Rinde des gyrus hippocampi zusammen, so dass hier die beiden grauen Lagen, welche das Ammonshorn ausfüllen, in einander übergehen. Gerade da, wo dieser Uebergang stattfindet, endet der innere markige Ueberzug des Ammonshorns mit einem freien umgeschlagenen Saume, der Fimbria (*fi*).

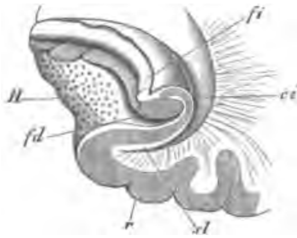


Fig. 40. Die Ammonswindung mit dem Ammonshorn auf einem Querschnitt, vom Menschen. *ci* Unteres Horn des Seitenventrikels. *r* Graue Rinde der Hakenwindung. *H* Hakenwindung mit der weißen netzförmigen Substanz. *fd* Aeußere graue Schichte des Ammonshorns (fascia dentata). *sl* Innerer weißer Ueberzug des Ammonshorns, Fortsetzung der stria longitudinalis. *fi* Umgeschlagener Saum dieser Schichte (fimbria).

9. Entwicklung der äußeren Gehirnform.

Während das Gehirn im Laufe seiner Entwicklung allmählich in die Theile sich gliedert, die wir nun kennen gelernt haben, erfährt seine äußere Form Umwandlungen, deren schließliches Resultat theils von der Stufe der Entwicklung, die das betreffende Gehirn überhaupt erreicht,

theils von dem relativen Wachsthum der einzelnen Theile abhängt. Bei den niedersten Wirbelthieren entfernt es sich wenig von jener einfachsten embryonalen Form, die mit der Scheidung des primitiven Hirnbläschens in seine fünf Abtheilungen gegeben ist. Fast alle Formverschiedenheiten beruhen hier auf der relativen Größe dieser Abtheilungen; außerdem ist nur noch die Entwicklung der aus dem Vorderhirn hervorgewachsenen Riechkolben von formbestimmendem Einflusse. Eine größere Mannigfaltigkeit der Gestaltung ergibt sich bereits, sobald die Mantelgebilde den Hirnstamm zu umwachsen beginnen. Die Bedeckung der Zwei- oder Vierhügel und des Kleinhirns durch die Großhirnhemisphären, des verlängerten Marks durch das Kleinhirn, der Grad der Kopfkrümmung bringen nun eine Reihe von Formeigenthümlichkeiten hervor, denen sich als weitere die äußere Gestalt der Hemisphären, die Entwicklung oder der Mangel

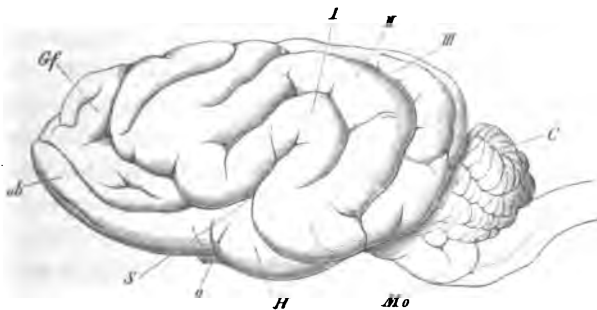


Fig. 41. Hundegehirn in der Seitenansicht. *Mo* Verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. *ob* Riechlappen. *Gf* Bogenwindung, hinter dem Riechlappen an die Oberfläche tretend. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *o* Nerv. opticus. *I*, *II*, *III* Erste, zweite und dritte typische Windung des Carnivorengehirns.

der Seitentheile des Kleinhirns, das hiermit zusammenhängende Hervortreten gewisser Kerngebilde, wie der Oliven, an der medulla oblongata, sowie die Entwicklung einer Varolsbrücke hinzugesellen. An allen Säugethierhirnen ist die Stelle, wo die Großhirnhemisphäre ursprünglich dem Hirnstamm aufsitzt, durch die Sylvische Grube bezeichnet (*S* Fig. 22 S. 51). Indem sich die Ränder dieser Grube entgegenwachsen, geht dieselbe bei allen höheren Säugethieren in eine tiefe Spalte, die Sylvische Spalte (fissura Sylvii), über. Dieselbe geht im allgemeinen schräg von hinten und oben nach vorn und unten; ihre Richtung weicht um so mehr von der verticalen ab, je stärker sich das Occipitalhirn entwickelt und die nach hinten gelegenen Theile überwächst (Fig. 41). Eine eigenthümliche Gestaltung erfährt diese Spalte endlich bei der höchsten Säugethierordnung, bei den Primaten. Bei ihnen nimmt nämlich schon im Anfang des Embryonallebens die in Folge der Umwachsung des Stammhirns durch

die Hemisphären gebildete Grube durch die gleichzeitige Entwicklung des Frontal- und Occipitalhirns ungefähr die Form eines Dreiecks an, dessen Basis nach oben gekehrt ist. Die Grube schließt sich dann, indem ihre Ränder von vorn, oben und hinten sie überwachsen, zu einer gabelförmigen Spalte (*S* Fig. 42), an welcher man einen vorderen und einen hinteren Schenkel (s_1 und s_2) unterscheidet. (Vergl. auch Fig. 45.) Der zwischen den beiden Gabeln der Spalte gelegene, die ursprüngliche Grube von oben her deckende Hemisphärentheil (*K*) heißt der Klappdeckel (operculum). Schlägt man den Klappdeckel zurück, so sieht man, dass der unter ihm gelegene Boden der Sylvischen Grube emporgewölbt und, gleich der übrigen Oberfläche der Hemisphäre, durch Furchen in eine Anzahl von Windungen getheilt ist. Den so wegen seiner eigenthümlichen Lage versteckten und isolirten Gehirnabschnitt nennt man den versteckten Lappen oder die Insel (lobus opertus, insula Reilii, Fig. 36 *J*, S. 70). Die beiden Schenkel der Sylvischen Spalte benutzt man in der Regel, um die Hemisphären des Primatengehirns in einzelne Regionen zu trennen. Den nach vorn vom vorderen Schenkel gelegenen Theil nennt man nämlich den Stirnlappen (*F* Fig. 42), den von beiden Schenkeln eingefassten Raum den Scheitellappen (*P*), die hinter der Sylvischen Spalte gelegene Region den Hinterhauptslappen (*O*), den unter ihr gelegenen Hirntheil den Schläfelappen (*T*). An der Convexität des Gehirns gehen diese Lappen ohne scharfe Grenzen in einander über.

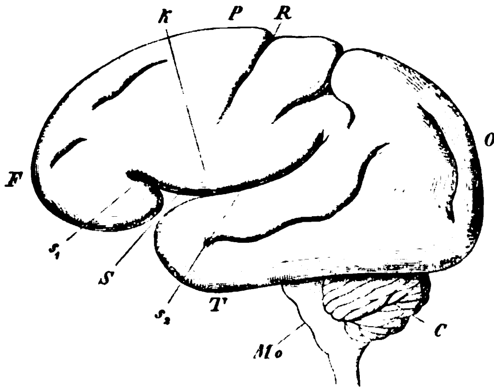


Fig. 42. Gehirn eines 7monatlichen menschlichen Fötus in der Seitenansicht. *Mo* Verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. *K* Klappdeckel. *R* Rolando-scher Spalt. *F* Stirnlappen. *P* Scheitellappen. *O* Hinterhauptslappen. *T* Schläfelappen.

Wie die Sylvische Spalte die ganze Außenfläche der Hemisphäre in mehrere Abschnitte trennt, so sind noch einige Theile des Großhirns durch Furchen oder Spalten gegen ihre Umgebung abgegrenzt. So gibt sich der über dem Balken von vorn nach hinten und dann um den Balkenwulst nach unten ziehende longitudinale Faserzug, die Bogenwindung, durch Furchen zu erkennen, welche denselben von den umgebenden Theilen trennen (Fig. 33 *Gf*). Namentlich ist bei allen Säugethieren an der medianen Oberfläche der Hemisphäre der Rand sichtbar, mit welchem sich

die Bedeckung des inneren Theils der Bogenwindung in das untere Horn des Seitenventrikels umschlägt (fissura hippocampi, Fig. 36 *fh*); bei den meisten ist außerdem die Bogenwindung während ihres Verlaufs über dem Balken nach oben hin durch eine longitudinale Furche (sulcus calloso-marginalis, *C* Fig. 33) begrenzt. Ebenso ist an der Basis des Vorderhirns der Riechkolben oder die Riechwindung fast immer nach innen und nach außen durch Furchen geschieden (sulcus ento- und ectorhinalis), die übrigens am menschlichen Gehirn in eine einzige zusammenfließen (*s r* Fig. 32). Alle diese Spalten und Furchen sind somit theils durch das Wachsen der Hemisphäre um ihre Anheftungsstelle am Zwischenhirn (fissura Sylvii), theils durch den Verschluss der äußeren Spalte des unteren Horns (fissura hippocampi), theils durch den Verlauf bestimmter, an der medianen und unteren Fläche der Hemisphäre hervortretender Markbündel (fissura calloso-marginalis, ento- und ectorhinalis) verursacht. Da nun die zu Grunde liegenden Structurverhältnisse allen Säugethieren eigenthümlich sind, so sind auch jene Vertiefungen, sobald sie überhaupt sichtbar werden, durchaus constant in ihrem Auftreten.

Minder gleichförmig verhalten sich andere Furchen, welche dem Hirnmantel der höheren Säugethiere ein vielfach gefaltetes Ansehen geben. Die Oberfläche des Klein- und Großhirns wird durch diese Furchen in zahlreiche Windungen (gyri) eingetheilt, die am Kleinhirn, an welchem sie schmale, auf dem Markkern senkrecht stehende Leisten von meist transversaler Richtung bilden, im allgemeinen regelmäßiger geordnet sind, am Großhirn aber, wo sie den Darmwindungen einigermaßen ähnlich sehen, oft weniger deutlich ein bestimmtes Gesetz erkennen lassen. Die gemeinsame Ursache dieser Faltungen der Hirnoberfläche liegt augenscheinlich in dem verschiedenen Wachsthumsverhältniss der Hirnrinde und der in sie eintretenden Markstrahlung. Wenn ein Körper an Masse zunimmt, so wächst bekanntlich seine Oberfläche langsamer als sein Voluminhalt. Da nun aber die Zellen der Hirnoberfläche die Fasern der Markmasse aufnehmen, so ist hier im allgemeinen eine Proportionalität zwischen Oberfläche und Inhalt gefordert, welche während des ganzen Wachsthums annähernd constant bleibt. Daraus folgt aber von selbst, dass die Rinde sich falten muss, wenn sie mit der Zunahme des Marks gleichen Schritt halten soll; und dem entspricht es, dass in der Thierreihe und ebenso im Laufe der individuellen Entwicklung mit der Größe des Gehirns die Faltung seiner Oberfläche zunimmt.

Die Faltung des Kleinhirns tritt in ihrer einfachsten Form bei den Vögeln auf, deren Cerebellum der Seitentheile entbehrt und daher von oben gesehen als ein unpaares Gebilde von annähernd kugel- oder eiförmiger Gestalt erscheint. Die Oberfläche dieses Organs ist nun in

transversale Falten gelegt, welche annähernd Kreisen oder Ellipsen entsprechen, die sämmtlich in einer durch den Mittelpunkt der Kugel oder des Ovoids gelegten transversalen Axe sich schneiden: die letztere ist daher in diesem Fall die gemeinsame Aufrollungsaxe für alle an der Oberfläche sichtbaren Falten (Fig. 29 *A* S. 61). Durchschneidet man aber das Organ senkrecht zur Richtung dieser Axe, so zeigt sich, dass die Tiefe der die einzelnen Erhebungen trennenden Furchen wechselt, indem je eine Gruppe von zwei bis drei Leisten, welche von einander durch seichtere Furchen begrenzt sind, durch tiefere von ihrer Umgebung sich scheidet (Fig. 20 *B* S. 47). Bei den Säugethieren wird die Faltung verwickelter, indem eine größere Zahl leistenförmiger Erhebungen zu einer durch tiefere Furchen gesonderten Gruppe zusammentritt. Außerdem sind häufig mehrere solche Gruppen durch trennende Spalten zu größeren Lappen vereinigt. So kommt es, dass die meisten Windungen in die Tiefe der größeren Falten zu liegen kommen und nur die Endlamellen auf der Oberfläche erscheinen; auf Durchschnitten entsteht hierdurch jenes Bild eines sich in Zweige und Blätter entfaltenden Baumes, welches die alten Anatomen mit dem Namen des Lebensbaumes belegten (*a v* Fig 30 S. 62, vgl. a. *W* Fig. 33 S. 67). Zudem erheben sich nun neben dem mittleren Theil oder Wurm größere symmetrische Seitenhälften. Wo diese, wie z. B. beim Menschen, eine verhältnissmäßig regelmäßige Anordnung der Windungen darbieten, da sind die letzteren ebenfalls vorwiegend transversal gerichtet. Doch verlassen sie diese Richtung gegen den vorderen und hinteren Rand, um allmählich in schräge und selbst longitudinale Bogen überzugehen, welche gegen diejenige Stelle convergiren, wo die Seitentheile an dem Wurm aufsitzen (Fig. 30). Bei vielen Säugethieren kommen übrigens, namentlich an den Seitentheilen, größere Abweichungen in dem Verlauf der Faltungen vor, die sich einer bestimmten Regel nicht mehr fügen: solche sind besonders bei großem Windungsreichthum des Organs zu beobachten. Auch am kleinen Gehirn des Menschen gibt es einzelne durch größere Spalten isolirte Abtheilungen[1], an welchen der Verlauf der Windungen von der im ganzen eingehaltenen Regel mehr oder weniger abweicht, wahrscheinlich in Folge besonderer Verhältnisse des Faserverlaufs, welche das allgemeine Wachsthumsgesetz modificiren. Hiervon abgesehen ist die Gestaltung der Oberfläche dadurch complicirt, dass wir, den Verzweigungen des so genannten Lebensbaumes entsprechend, Falten erster, zweiter und selbst dritter Ordnung unterscheiden können (Fig. 33).

---

1) Hierher gehört namentlich die Flocke (*fl* Fig. 32 S. 65), ein kleiner federähnlicher Auswuchs am hintern Rand des Brückenschenkels, und die Tonsille (*to* ebend.), ein die medulla oblongata deckender eiförmiger Wulst zwischen dem unteren Wurm und den Seitentheilen.

Die Oberfläche des großen Gehirns pflegt nur bei der höchsten Wirbelthierclasse sich durch Faltungen zu vergrößern, und noch bei den Säugethieren zeigen die niedersten Ordnungen höchstens die schon früher besprochenen Furchen und Windungen (Sylvische Spalte, sulcus hippocampi u. s. w.), welche auf anderen Ursachen beruhen als die übrigen Faltenbildungen. Sobald aber die letzteren erscheinen, halten sie bei allen Säugethieren bis hinauf zu den Primaten im wesentlichen die nämliche Regel ein. Alle Furchen und Windungen, welche von vorn nach hinten ziehen, verlaufen nämlich nahezu parallel der Medianspalte; meist sind sie zugleich im Bogen um die Sylvische Spalte gekrümmt. (Vergl. Fig. 41 S. 79 *I*, *II*, *III*). Wie die Hemisphären von vorn nach hinten den Hirnstamm umwachsen, so sind demnach auch die Windungen von vorn nach hinten gerichtet und zugleich um die Anheftungsstelle am Zwischenhirn im selben Sinne gebogen, in welchem die Umwachsung stattfindet. Die Stärke dieser Krümmung ist durch die Tiefe und Ausdehnung der Sylvischen Grube oder Spalte bedingt. Die Zahl der Längsfalten, welche so an der Oberfläche des großen Gehirns bemerkt werden, variirt im allgemeinen in den verschiedenen Säugethierordnungen zwischen zwei und fünf. Manchmal münden einzelne an irgend einer Stelle ihres Verlaufs mit einer benachbarten Falte zusammen; sehr häufig treten schwächere secundäre Falten hinzu, welche die erste Richtung kreuzen. Auf diese Weise entstehen unregelmäßige Schlängelungen, die jenes Gesetz des Verlaufs mehr oder weniger verdecken können. Wesentlich anders verhält sich die Faltenbildung am vorderen Theil des großen Gehirns. Etwas nach vorn von der Sylvischen Spalte nämlich geht der longitudinale Windungszug entweder allmählich oder plötzlich in einen annähernd transversalen über, wobei zugleich die auftretenden Querfurchen häufig radiär gegen die Sylvische Spalte gestellt sind. Diese Furchenbildung am vorderen Theil des Gehirns steht damit im Zusammenhang, dass bei allen Säugethieren, mit Ausnahme der Cetaceen und Primaten, derjenigen Ordnungen, bei denen die Riechwindungen mehr oder weniger verkümmert sind, am vorderen Theil des Gehirns die Bogenwindung zur Oberfläche tritt und an dieser Stelle durch eine quer oder schräg gestellte Furche von den dahinterliegenden Windungen geschieden ist; nach vorn geht sie unmittelbar in die Riechwindung über, von der sie abermals durch eine meistens seichtere Querfurche getrennt ist (Fig. 41 *Gf*). Die Stelle, wo die Bogenwindung zu Tage tritt, liegt zuweilen sehr nahe an der vorderen Hirngrenze: so bei den Carnivoren, bei denen aber diese Windung sich stark in die Breite entwickelt, so dass sie mit der Riechwindung ganz den sonst dem Frontalhirn entsprechenden Platz einnimmt. In anderen Fällen liegt jene Stelle weiter zurück, es pflegt dann der frei liegende Theil der Bogenwindung

mehr in die Länge als in die Breite entwickelt zu sein, so dass er nur einen schmalen Raum seitlich vom vorderen Theil der Längsspalte ausfüllt. Doch nicht bloß diejenigen Falten, die von dem Hervortreten der Bogen- und Riechwindung herrühren, sind quer gerichtet; auch die übrigen auf diesen vorderen Theil des Gehirns sich erstreckenden Furchen nehmen dieselbe transversale Richtung an. Dabei können entweder die nämlichen Falten, die an der Occipitalfläche die longitudinale Richtung besitzen, vorn in die transversale umbiegen, oder es können plötzlich die Längsfurchen unterbrochen werden und Querfurchen an ihre Stelle treten. Für das erstere Verhalten ist das durch die Regelmäßigkeit und Symmetrie seiner Windungen ausgezeichnete Carnivorengehirn ein augenfälliges Beispiel (Fig. 41); dem zweiten Typus folgen die meisten anderen windungsreicheren Säugethierhirne, wobei übrigens immerhin einzelne der Längsfurchen oft in Querfurchen sich fortsetzen. Meistens sind es zwei Hauptfurchen, welche so entweder vollkommen selbständig oder nach rückwärts in Längsfurchen übergehend den Frontaltheil des Gehirns transversal durchziehen; zu ihnen kommt dann noch die hintere Begrenzungsfurche der Bogenwindung, sowie die Furche zwischen Bogen- und Riechwindung, so dass die Gesammtzahl der vorderen Querfurchen meistens auf vier sich beläuft[1]).

Sowohl die longitudinalen wie die transversalen Falten sind gewöhnlich nur an der oberen und äußeren Fläche der Hemisphären sichtbar. Die Basis des großen Gehirns pflegt ganz und gar von den bereits früher besprochenen Furchen und Windungen eingenommen zu sein, nämlich vorn von der Riechwindung und hinten von dem lobus hippocampi (Fig. 41 *o b*, *H*), neben denen höchstens ein schmaler Saum sichtbar bleibt, der den äußersten Windungen der Hirnoberfläche angehört. Auf dem medianen Durchschnitt erblickt man bei den meisten Gehirnen nur die Bogenwindung und ihre Fortsetzung, nach hinten in den hippocampischen Lappen, nach vorn in die Riechwindung (Fig. 43). Nur wo diese Gebilde mehr zurücktreten, wie am Gehirn der Cetaceen, der Affen und des Menschen, kommen die Windungszüge der Oberfläche zum Theil auch hier zum Vorschein. Diese Gehirne zeigen aber noch in anderer Beziehung bedeutende Abweichungen von dem allgemeinen Furchungsgesetz des Säugethierhirns. Bei den Cetaceen, deren peripherische und centrale Geruchsorgane gänzlich verkümmern, bleibt die Bogenwindung in der Tiefe verborgen, und eine Riechwindung existirt nicht. Die Hauptfurchen der Oberfläche ziehen in der ganzen Länge des außerordentlich in die Breite entwickelten

1) In der 1.—3. Aufl. des vorliegenden Werkes sind diese Verhältnisse an einer Reihe von Säugethiergehirnen erläutert. (Vgl. 3. Aufl. Fig. 48, S. 86).

Gehirns longitudinal von vorn nach hinten, wie es bei den übrigen Säugethieren nur am Occipitaltheil der Fall ist[1]).

Einem gemeinsamen, von dem der übrigen Säugethiere abweichenden Entwicklungsgesetz folgt die Furchung des Primatengehirns. Bei ihm bleibt die Riechwindung, welche ganz auf einen Riechkolben reducirt ist, an der Basis des Gehirns verborgen. Die Bogenwindung tritt zwar an die Oberfläche hervor, aber dies geschieht nicht am Frontal-, sondern am Occipitaltheil des Gehirns. Hier entsendet der gyrus fornicatus, während er um den Balkenwulst sich umschlägt, um in die Hakenwindung überzugehen, einen Ausläufer zur Oberfläche, der sich in zwei Läppchen, den sogenannten Zwickel und Vorzwickel (Cuneus und Praecuneus) spaltet (*Pr*, *Cn* Fig. 44). Dieser Ausläufer kommt inselförmig an

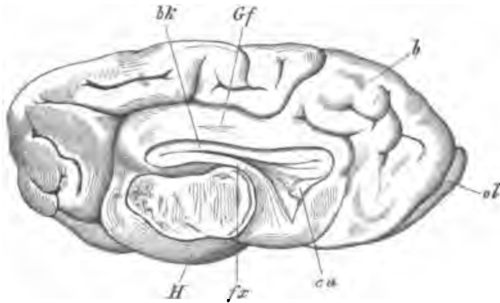


Fig. 43. Gehirn eines Hundes auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. *Gf* Bogenwindung. *b* Vorderer, zur Oberfläche tretender Theil derselben. *ol* Riechwindung. *H* Ammonswindung. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* Vordere Commissur.

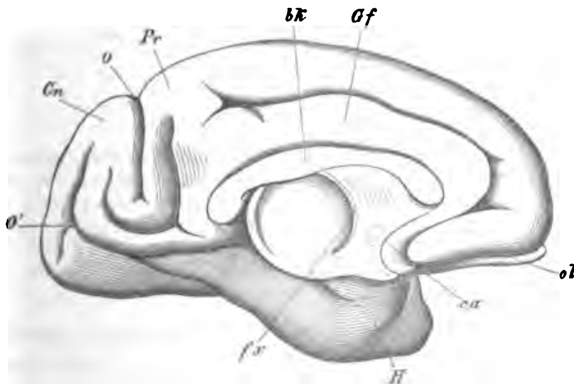


Fig. 44. Gehirn eines Affen (Macacus) auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. Nach Gratiolet. *Gf*, *ol*, *H*, *bk*, *fx*, *ca* wie in der vorigen Figur. *Pr* Vorzwickel. *Cn* Zwickel. *O* Senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* Horizontale Hinterhauptsfurche.

der Oberfläche zum Vorschein, denn nach vorn und hinten ist er von anderen Windungen umgeben, gegen welche Zwickel und Vorzwickel häufig durch

1) Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du système nerveux, t. I, p. 369. Pansch, Morphologisches Jahrbuch, herausgeg. von Gegenbaur, V, S. 193. Meynert, Archiv f. Psychiatrie VII, S. 257.

Furchen begrenzt sind; ebenso sind dieselben von einander durch eine tiefe Querfurche, die **senkrechte Hinterhauptsfurche**, getrennt (*O*). Ein ähnlicher transversaler Verlauf der Falten waltet nun am ganzen Occipitaltheil des Gehirns vor, von der Stelle an, die dem Stiel der Sylvischen Spalte entspricht, bis zur Hinterhauptsgrenze. Nach vorn ist die Hauptfurche, welche in querer Richtung von oben nach unten verläuft, der ROLANDO'sche **Spalt** oder die **Centralfurche** (*R* Fig. 45); vor und hinter ihr bemerkt man am Gehirn des Menschen und der höheren Affen eine Querfalte, die **vordere** und **hintere Centralwindung** (*V C*, *H C* Fig. 45): beide sind durch kürzere Querfurchen von ihrer Umgebung,

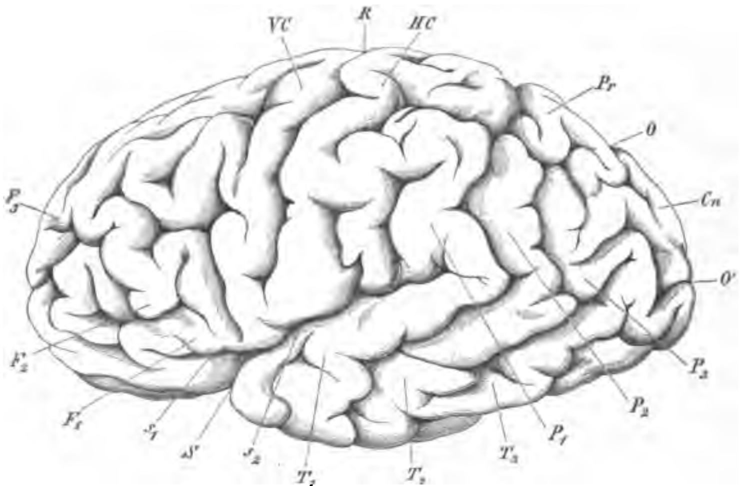


Fig. 45. Furchen und Windungen des menschlichen Gehirns. Linke Seitenansicht. *S* Sylvische Spalte. s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. F_1 erste, F_2 zweite, F_3 dritte Stirnwindung. *VC* vordere, *HC* hintere Centralwinkung. *R* ROLANDO'sche Spalte oder Centralfurche. T_1 erste, T_2 zweite, T_3 dritte Schläfenwindung. P_1 erste, P_2 zweite, P_3 dritte Scheitelbogenwindung. *Pr* Vorzwicdel. *Cn* Zwickel. *O* Senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* Horizontale Hinterhauptsfurche.

jene von den Stirnwindungen, diese vom Vorzwickel, geschieden. Eine letzte tiefgehende Querfurche sieht man endlich an der hinteren Grenze des Occipitalhirns: es ist die **horizontale** Occipitalfurche, welche zwischen dem Zwickel und den an die Hirnbasis herabtretenden Windungen sich einsenkt (*O'*). Im Ganzen befinden sich demnach **fünf** stärkere Querfurchen an der Oberfläche des Occipitalhirns, von denen drei den Ausläufern der Bogenwindung und ihrer Umgrenzung angehören. Dagegen wird am **Stirn-** und **Schläfetheil**, also nach vorn vom aufsteigenden, nach unten vom horizontalen Ast der Sylvischen Spalte, der Verlauf der Furchen und Windungen im allgemeinen ein **longitudinaler**, wobei sie

sich zugleich bogenförmig um den Stiel der Sylvischen Spalte krümmen. Sowohl am Frontal- wie am Temporaltheil des Gehirns kann man drei solche Längsfalten unterscheiden; sie bilden die drei Stirn- und die drei Schläfewindungen (F_1—F_3, T_1—T_3), welche sämmtlich auch noch an der Basis des Gehirns sichtbar sind (Fig. 32 S. 65). An der Uebergangsstelle des Occipitaltheils in den Temporaltheil nehmen die Falten eine Mittelstellung ein zwischen dem queren und longitudinalen Verlauf, so dass hier in den Scheitelbogenwindungen (P_1—P_3) ein allmählicher Uebergang aus der einen in die andere Richtung stattfindet; nicht so am Stirntheil, wo die drei Frontalwindungen plötzlich durch die auf sie senkrechte vordere Centralwindung unterbrochen werden. Hiernach besteht der wesentliche Unterschied des Gehirns der Primaten von dem der übrigen Säugethiere darin, dass bei den Primaten die queren Furchen am Occipitaltheil, die longitudinalen am Frontaltheil vorkommen, während bei den meisten andern Säugethieren das umgekehrte der Fall ist. Ein entsprechender Unterschied findet sich im Verlauf der Bogenwindung: diese tritt bei den Primaten am hinteren, bei den niederen Säugethieren am vorderen Theil der Oberfläche zu Tage, was sich am deutlichsten zeigt, wenn man das Primatengehirn mit einem andern Säugethierhirn auf dem Medianschnitt vergleicht (Fig. 43 und 44). Diese Differenzen hängen wahrscheinlich mit dem abweichenden Wachsthumsgesetz beider Gehirnformen zusammen. Das Hirn der meisten Säugethiere wächst während seiner Entwicklung in seinem Occipitaltheil stark in die Breite, der Stirntheil bleibt schmal, es gewinnt daher meist eine nach vorn keilförmig verjüngte Form. Beim Gehirn der Primaten dagegen überwiegt am Occipitaltheil das Längen-, am Frontaltheil das Breitenwachsthum: es nimmt so die Form eines Ovoides an, dessen Hälften vorn sich innig berühren, während sie hinten klaffend auseinandertreten und überdies durch geringere Höhe Raum lassen für das kleine Gehirn, das von ihnen bedeckt wird.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Querfurchen am großen Gehirn des Menschen und wahrscheinlich der Primaten überhaupt die ursprünglichen sind, indem sie bei jenen nach Ecker schon im fünften Monat des Embryonallebens auf der zuvor glatten Oberfläche sich auszubilden beginnen, während die ersten Spuren der Longitudinalfurchen erst im Laufe des siebenten Monats erscheinen[1]). Solcher queren, in Bezug auf die Sylvische Spalte annähernd radiären Furchen bemerkt man am fötalen Gehirn vier bis fünf. Die stärkste unter ihnen wird zur Centralfurche. Bei den Affen ist dieselbe weniger ausgebildet, dafür ist hier die weiter nach hinten gelegene senkrechte Occipitalfurche, die darum auch als Affenspalte bezeichnet wird, mehr entwickelt. Die hinter dieser befindliche horizontale Occipitalfurche ist am menschlichen

1) Ecker, Archiv f. Anthropologie, III, S. 203 ff.

Gehirn fast nur auf dem Medianschnitt sichtbar (Fig. 33 S. 67 und Fig. 45 *O'*). Sie ist es, die durch ihre Vorragung im hintern Horn die Vogelklaue des Primatengehirns bildet (*vk* Fig. 35, S. 69). Beim Menschen vereinigt sie sich mit der senkrechten Occipitalfurche unter spitzem Winkel, so dass hier der Zwickel ein keilförmig ausgeschnittener, von der Bogenwindung scheinbar getrennter Lappen ist (*Cn* Fig. 33). Bei den Affen ist die horizontale Occipitalfurche weniger tief, der Zusammenhang des Zwickels mit der Bogenwindung wird daher unmittelbar sichtbar (Fig. 44). Während so in dem hinter der Centralfurche gelegenen Theil des Primatengehirns noch mehrere starke Querfurchen sich ausbilden, sind diese in der vorderen Hälfte weniger ausgeprägt. Dagegen kommen die in der späteren Zeit der Embryonalentwicklung erscheinenden longitudinalen Furchen und Windungen gerade am Stirn- und Schläfetheil zur Ausbildung. Die an dem Gehirn aller Primaten zu unterscheidenden drei Longitudinalfalten bilden an Stirne und Schläfen einen unteren, mittleren und oberen Windungszug (Fig. 45). Aber diese Windungszüge bilden nicht, wie bei vielen anderen Säugethieren, die Sylvische Spalte umkreisend zusammenhängende Windungsbogen, sondern die drei Stirnwindungen werden durch die vordere Centralwindung unterbrochen, von den drei Schläfewindungen verläuft sogar nur die oberste in einem starken, den horizontalen Schenkel der Sylvischen Spalte umgreifenden Bogen bis zur hinteren Centralwindung, die zweite und dritte werden durch die von den übrigen Radiärfurchen des Occipitalhirns umgrenzten Lappen, den Vorzwickel und Zwickel, in ihrem Lauf aufgehalten und setzen dann auf der Oberfläche des Scheitelhirns in die drei Scheitelbogenwindungen (P_1—P_3) sich fort. Von ihnen spaltet sich die dritte in zwei Theile, deren einer in den Vorzwickel übergeht, während der andere eine nur auf der Mediananansicht sichtbare kleine Windung zwischen Zwickel und Vorzwickel bildet (die vierte Scheitelbogenwindung Bischoff's)[1]). An der Basis des Gehirns hängt die untere Schläfenwindung vorn mit dem kolbenförmigen Ende des hippokampischen Lappens zusammen, hinten geht sie in den äußeren Schenkel eines U-förmig gekrümmten Windungszuges über, welcher die Basis des Occipitalhirns einnimmt, und dessen innerer Schenkel in den Stiel des hippokampischen Lappens einmündet (*O* Fig. 32, S. 65)[2]). Der vordere Theil der Gehirnbasis wird von den nach unten umgeschlagenen drei Stirnwindungen eingenommen, von denen die mittlere und untere am Rand der Sylvischen Spalte in einander übergehen (F_1, F_2, Fig. 32).

Das Furchungsgesetz der Hirnoberfläche lässt sich, wie ich glaube, theils aus den eigenen Wachsthumsspannungen des Gehirns, theils aus dem Einfluss der umschließenden Schädelkapsel auf dasselbe ableiten. Auf die erste dieser Bedingungen dürften die in der frühesten Zeit der Entwicklung auftretenden Furchen zurückzuführen sein. Soll eine Oberfläche durch Faltenbildung an Ausdehnung zunehmen, so wird sie nothwendig in derjenigen Richtung sich aufrollen, in welcher dies mit dem geringsten Widerstande geschehen kann. Ist die Oberfläche in transversaler Richtung stärker gespannt als in longitudinaler, so wird sie demnach in transversale Falten

1) Vgl. Gratiolet, Mémoire sur les plis cérébraux de l'Homme et des Primates. Paris 1854. Bischoff, Abhandlungen der bayer. Akademie der Wissensch. X. München 1868. Ecker, Die Hirnwindungen des Menschen. Braunschweig 1869. Pansch, Die Furchen und Wülste am Großhirn des Menschen. Berlin 1879.

2) Aeußere untere und innere untere Hinterhauptswindung Bischoff's, spindelförmiges und zungenförmiges Läppchen Huschke's.

gelegt oder um eine transversale Axe aufgerollt werden, ähnlich wie ein feuchtes Papier, an dem man rechts und links einen Zug ausübt; umgekehrt muss sie, wenn die Spannung in longitudinaler Richtung stärker ist, sich longitudinal falten oder aufrollen. Findet die Faltung regelmäßig in einer Richtung statt, so wird dies bedeuten, dass der Spannungsunterschied der Oberfläche während ihres Wachsthums ein constanter war; eine unregelmäßige Faltung wird dagegen andeuten, dass die Richtung der größten Spannung gewechselt hat. Wenn nun irgend ein Gebilde nach verschiedenen Richtungen mit ungleicher Geschwindigkeit wächst, so müssen an der Oberfläche desselben Spannungen entstehen, welche in verschiedenen Richtungen ungleich sind, und zwar muss die Richtung der größten Spannung zur Richtung der größten Wachsthumsenergie senkrecht sein, denn ein wachsendes Gebilde kann als ein zusammenhängender elastischer Körper betrachtet werden, bei welchem die durch das Wachsthum veranlasste Deformation irgend eines Theils auf alle anderen eine dehnende Wirkung ausübt, welche an denjenigen Punkten am größten sein wird, wo die geringste selbständige Deformation stattfindet. Die Furchung des kleinen Gehirns mit seinem einfachen Wachsthums- und Faltungsgesetz scheint dieses Princip um so mehr zu bestätigen, da nach der Lage desselben die Einflüsse der Schädelform hier hinwegfallen dürften. Am kleinen Gehirn überwiegt bedeutend während seiner ganzen Entwicklung das Längenwachsthum. Seine größte Oberflächenspannung muss daher in der transversalen Richtung stattfinden, in welcher in der That seine Furchen verlaufen. Nach dem gleichen Princip werden wir erwarten dürfen, dass bei den Primaten die Faltenbildung des großen Gehirns mit zwei verschiedenen Wachsthumsperioden desselben zusammenfällt, mit einer ersten, in welcher allgemein das Wachsthum in der Richtung von vorn nach hinten ein Maximum ist, und mit einer zweiten, in welcher am Stirn- und Temporaltheil die Wachsthumsenergie in transversaler Richtung überwiegt. In der That zeigt die Vergleichung embryonaler Gehirne aus verschiedenen Stadien der Entwicklung auf den ersten Blick, dass die Durchmesserverhältnisse des menschlichen Gehirns während der Ausbildung seiner Form wesentliche Veränderungen erfahren. Während der ersten Wochen der Entwicklung nähert sich das Gehirn im ganzen noch der Kugelform, der longitudinale Durchmesser ist vom größten Querdurchmesser wenig verschieden. Dieser letztere liegt hinter der Sylvischen Spalte, welche, da sich der Schläfelappen noch nicht entwickelt hat, in dieser Zeit eigentlich noch eine Grube darstellt. Indem sich die Grube zur Spalte schließt, rückt der größte Querdurchmesser weiter nach vorn und fällt mit der Stelle zusammen, wo die Spalte vom Schläfelappen überwachsen wird. Während dieser ganzen Zeit überflügelt aber der Längsdurchmesser der Hemisphären immer mehr deren queren Durchmesser, so dass das Verhältniss beider, das noch im dritten Monat 1 : 0,9 war, im Verlauf des fünften und sechsten auf 1 : 0,7 herabsinkt. In diese Zeit fällt nun die Ausbildung der ersten bleibenden Furchen, welche sämmtlich Querfurchen sind, und zwar entstehen zuerst, im Laufe des fünften Monats, die Centralfurche, die senkrechte und horizontale Hinterhauptsfurche[1]), wozu sich im Laufe des sechsten Monats die übrigen primären Radiärfurchen gesellen[2]).

1) Fissura occipitalis perpendicularis (parieto-occipitalis) und transversa (calcarina).
2) ECKER, Archiv f. Anthropologie. III, S. 212. Vergl. die Abbildungen embryonaler Gehirne in der 1.—3. Aufl. dieses Werkes. 3. Aufl. Fig. 52 S. 93.

Vom Ende des sechsten Monats an beginnen sich nun die Wachsthumsverhältnisse des Gehirns zu verändern. Zwar bleibt die Totalform desselben, wie sie im Verhältniss des Längendurchmessers zum größten Querdurchmesser sich ausspricht, im wesentlichen die nämliche, dagegen treten in dem Wachsthum der einzelnen Theile bedeutende Verschiedenheiten gegen früher hervor. Vergleicht man fötale Gehirne vom sechsten bis zum siebenten Monat, so fällt bei der Betrachtung von oben sogleich auf, dass, während der von der Centralfurche nach hinten sich erstreckende Theil in seinem Breite- und Längedurchmesser annähernd gleichförmig zunimmt, der Stirntheil des Gehirns mehr in die Breite als in die Länge wächst. Eine ähnliche Veränderung erfährt der Schläfelappen. Die vordere Spitze desselben reicht schon beim sechsmonatlichen Fötus bis nahe an den nach unten umgeschlagenen Rand des Stirnlappens, aber er ist noch schmal, so dass die Sylvische Grube weit offen ist. In den folgenden Monaten erst schließt sich dieselbe zur Spalte, indem der Schläfelappen vorzugsweise in die Höhe, verhältnissmäßig weniger in die Länge wächst. Die hier angedeuteten Veränderungen treffen nun genau mit der Ausbildung des zweiten Faltensystems, der longitudinalen Furchen, zusammen. Da vorzugsweise das Frontalhirn in die Breite wächst, so müssen hauptsächlich die Stirnwindungen die longitudinale Richtung annehmen. Der Schläfelappen wächst am raschesten in die Höhe, auch hier müssen demnach die sich bildenden Falten von hinten nach vorn verlaufen, im Sinne des um die Sylvische Spalte gekrümmten Bogens. An beiden Theilen der Gehirnoberfläche nehmen nicht nur die neu sich bildenden Falten diese Richtung an, sondern auch einige anfänglich radiär verlaufende Furchen werden später longitudinal und bogenförmig gekrümmt. So gewinnt die Centralfurche selbst eine schräge Stellung; die untere Stirn- und die obere Schläfenfurche sind im sechsten Monat als radiäre oder transversale Furchen angelegt, ordnen sich dann aber durch die Richtungsänderung, die sie erfahren, dem System der Longitudinalfurchen unter. Anders verhält es sich mit dem zwischen der Centralfurche und der Hinterhauptsspitze gelegenen Theil der Hirnoberfläche. Hier behalten im allgemeinen die transversalen Furchen ihre ursprüngliche Richtung, während sie an Tiefe und Ausdehnung zunehmen und nur gegen den Schläfelappen hin allmählich in die longitudinale Bahn übergehen[1]).

Eine dem Wachsthum des Gehirns entgegengesetzte Wirkung muss der Widerstand der Schädelkapsel hervorbringen, der aber wahrscheinlich erst von der spätesten Zeit des Embryonallebens an und nach der Geburt, in der Zeit wo die bleibende Schädelform sich ausbildet, namentlich in Folge des verschiedengradigen Wachsthums der Knochen längs der einzelnen Nähte und des successiven Verschlusses der letzteren sich geltend macht. Findet das wachsende Gehirn einen solchen äußeren Widerstand, so wird es sich nun in Falten legen, welche die Richtung des geringsten Widerstandes einhalten. Bei der dolichocephalen Schädelform werden also die Furchen vorzugsweise longitudinal, von vorn nach hinten, bei der brachycephalen werden sie transversal verlaufen. In der That ist ein solcher Zusammenhang der vorherrschenden Windungsrichtung mit der Schädelform von L. Meyer[2]) und Rüdinger[3]) fest-

1) Messungen embryonaler Gehirne, welche die obigen Angaben unterstützen, habe ich in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 101) mitgetheilt.

2) Centralblatt für die med. Wissensch. 1876. Nr. 43.

3) Rüdinger, Ueber die Unterschiede der Großhirnwindungen nach dem Geschlecht beim Fötus und Neugeborenen. München 1877. S. 5 ff.

gestellt worden. Die wirkliche Faltung eines gegebenen Gehirns wird aber natürlich stets das resultirende Erzeugniss dieser beiden Wirkungen der selbständigen Wachsthumsspannungen und der äußeren Widerstände sein, von denen die ersteren hauptsächlich in den ursprünglich angelegten Furchen, die letzteren in den später hinzutretenden Veränderungen zur Geltung kommen müssen.

Die von J. Seitz [1]) wieder erneuerte Annahme Reichert's, die Hirnfurchen seien Nährschlitze, welche durch die Ausbreitung des Gefäßnetzes bedingt seien, scheint mir eine Verwechselung von Grund und Folge zu sein, und jedenfalls wird der oben nachgewiesene Zusammenhang der Furchenrichtung mit den Wachsthumsrichtungen dadurch nicht erklärt. Das letztere gilt auch von der Ansicht Schnopfhagen's [2]), wonach die Rindenwülste in den dem Wachsthum der Projectionsfasern des Marks entsprechenden Richtungen emporgehoben werden sollen. Dagegen stimmen die Ausführungen Jelgersma's [3]) mit der obigen Theorie darin überein, dass derselbe ebenfalls in dem verschiedenen Wachsthumsverhältniss der Rindenoberfläche und der Markmasse die letzte Ursache der eintretenden Faltungen erblickt.

Viertes Capitel.

Verlauf der nervösen Leitungsbahnen.

1. Allgemeine Verhältnisse der Leitung.

Die Betrachtung der Bauelemente des Nervensystems hat bereits der Vorstellung Raum gegeben, dass Gehirn und Rückenmark sammt den aus ihnen entspringenden Nerven ein System leitender Fasern bilden, die durch centrale Apparate, nämlich theils durch die Ganglienzellen, theils durch die Fibrillensysteme der Punktsubstanz, in Verbindung gesetzt sind, während sie in der Peripherie des Körpers in von einander getrennte Bezirke ausstrahlen. Auch die äußeren Formverhältnisse der Centralorgane scheinen diese Vorstellung zu unterstützen. Denn sie lehrten uns eine Reihe von Formationen grauer Substanz kennen, welche die von den äußeren Organen herankommenden Fasern sammeln und ihre Verbindung mit höher gelegenen grauen Anhäufungen vermitteln, bis endlich die zuerst in den Rückenmarkssträngen, dann in den Hirnschenkeln und schließlich im Stabkranz nach oben strebenden Leitungsbahnen in die Hirnrinde ein-

1) Jahrb. der Psychiatrie III S. 325. Vgl. Reichert, Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig 1859—61, S. 89.

2) Schnopfhagen, Die Entstehung der Windungen des Großhirns. Leipzig und Wien 1891.

3) Neurolog. Centralbl. IX S. 162.

treten; hier aber weisen die Commissuren auf einen Zusammenhang der centralen Regionen beider Hirnhälften und die Bogenfasern auf einen solchen zwischen Rindenbezirken einer und derselben Hemisphäre hin. Es erhebt sich jetzt die Frage, ob dies im allgemeinen gewonnene Structurbild auch im einzelnen sich bestätige, und wie der Verlauf der verschiedenen nervösen Leitungswege beschaffen sei.

Die in den Nervenfasern geleiteten Vorgänge bezeichnet man, weil ihre greifbarsten Ursachen äußere Reize sind, allgemein als Reizungen oder Erregungen. In solchen Fällen, wo diese Vorgänge ihren nächsten Ursprung nicht außerhalb, sondern in den Zuständen der nervösen Theile selber haben, pflegt man dann eine innere Reizung der letzteren anzunehmen. Als Zeichen der Erregung wird am häufigsten die Empfindung oder die Muskelbewegung benutzt; doch sind dies keineswegs die einzigen Effecte äußerer oder innerer Reize. Die Erregung kann in der Form irgend eines anderen physiologischen Processes, z. B. als Drüsensecretion, als Wärmesteigerung, sich äußern, unter Umständen vermag sie sogar auf andere Reizungsvorgänge hemmend einzuwirken. (Vergl. Cap. VI.)

Nach der Richtung, in welcher die Reizungsvorgänge übertragen werden, unterscheiden wir die Leitungsbahnen als centripetale und centrifugale. Bei den ersteren beginnt die Reizung an irgend einer Stelle der Peripherie des Körpers und nimmt die Richtung nach dem Centralorgan. Bei den letzteren geht sie vom Centralorgan aus und ist nach peripherischen Theilen gerichtet. Die physiologischen Effecte der centripetal geleiteten Reizung sind, sobald sie zum Bewusstsein gelangen, Empfindungen. Häufig tritt zwar dieser Enderfolg nicht ein, sondern die Erregung reflectirt sich, ohne auf das Bewusstsein zu wirken, in einer Bewegung. Doch werden auch in diesem Fall wenigstens theilweise die nämlichen Leitungswege in Anspruch genommen, die den bewussten Empfindungen dienen. Wir bezeichnen daher die centripetalen Leitungsbahnen allgemein als sensorische. Von mannigfaltiger Art sind die physiologischen Resultate der centrifugal geleiteten Reizungen: diese können sich in Bewegungen quergestreifter und glatter Muskeln, in Secretionen, Wärmesteigerung und in der Erregung peripherischer Sinnesorgane durch innere Reize äußern. In der nachfolgenden Darstellung werden wir jedoch hauptsächlich die motorischen sowie die centrifugal-sensorischen Bahnen berücksichtigen, da diese die für psychologische Erfolge allein in Betracht kommenden Antheile der centrifugalen Leitungen bilden. Diejenigen Muskelbewegungen, welche aus der directen Umsetzung einer sensorischen Reizung in eine motorische Erregung hervorgehen, bezeichnen wir als Reflexbewegungen; jene dagegen, die zunächst aus einer inneren Reizung in den motorischen Gebieten des Centralorgans entspringen,

nennen wir automatische Bewegungen. Bei den Reflexbewegungen werden somit nach einander die centripetale und centrifugale Leitung, bei den automatischen Bewegungen wird unmittelbar nur die letztere in Anspruch genommen.

Die Leitung der Erregungen geschieht auf die relativ einfachste Weise, so lange sie durch den ununterbrochenen Zusammenhang der Nervenfasern vermittelt wird. Sie gestaltet sich verwickelter, wenn der Verlauf der letzteren durch graue Substanz unterbrochen ist. Hierbei können nicht nur Verzweigungen und Richtungsänderungen der Leitungswege stattfinden, sondern es kann auch der Enderfolg des Reizungsvorganges wesentlich verändert werden, sei es dadurch, dass die graue Substanz Leitungsbahnen, die mit verschiedenartigen Endgebieten zusammenhängen, mit einander verbindet, sei es dadurch, dass in ihr selbst der Vorgang modificirt wird. Endlich wird da, wo durch Einschaltung grauer Substanz eine Leitungsbahn sich in mehrere Zweige trennt, stets die Frage gestellt werden können, auf welchem Wege die Erregung am häufigsten, etwa schon bei mäßiger Intensität des Reizes sich fortpflanzt, und welche Wege die selteneren sind, die vielleicht nur bei starken Reizen oder bei ungewöhnlicher Beschaffenheit der Reizbarkeit eingeschlagen werden. Kurz, in allen solchen Fällen wird die Hauptbahn von den Neben- und Zweigbahnen zu unterscheiden sein.

Bei dieser ganzen Untersuchung stützt man sich auf ein Princip, ohne welches dieselbe überhaupt nicht geführt werden könnte, auf das Princip nämlich, dass innerhalb jeder Leitungsbahn der Reizungsvorgang isolirt bleibt, nicht auf benachbarte Bahnen überspringt. Die Richtigkeit dieses Princips, welches als das Gesetz der isolirten Leitung bezeichnet wird, erhellt aus der Thatsache, dass die Erregungsvorgänge im allgemeinen, bei normaler Beschaffenheit der Reizbarkeit und nicht zu hoher Intensität der Reize, örtlich beschränkt bleiben. Ein genau localisirter äußerer Eindruck auf eine Sinnesoberfläche erzeugt eine scharf begrenzte Empfindung, ein auf eine bestimmte Bewegung gerichteter Willensimpuls bringt eine umschriebene Muskelzusammenziehung hervor. Mehr freilich als eine in der Regel stattfindende Sonderung der Vorgänge in den Hauptbahnen beweisen diese Thatsachen nicht, eine strenge Isolirung der Reizung innerhalb jeder Primitivfibrille ist nicht einmal während des peripherischen und noch weniger während des centralen Verlaufs derselben sichergestellt. Vor allem aber erscheint die Nervenzelle durch die Fortsätze, die sie entsendet, und durch die zahlreichen Verzweigungen, die viele dieser Fortsätze in der grauen Punktsubstanz erfahren, als ein Organ, welches Leitungswege vereinigt oder zerstreut.

Werden durch irgend welche Bedingungen bestimmte Bahnen unter-

brochen, so machen sich mehr oder minder empfindliche Leitungsstörungen geltend. Diese gestalten sich verschieden je nach der Beschaffenheit der centralen und peripherischen Organe, welche von einander getrennt werden. Im Gebiet der sensorischen Leitungsbahnen tritt entweder verminderte Empfindlichkeit oder vollständige Aufhebung der Empfindung, Anästhesie, ein; häufig sind diese Erscheinungen, als Hemianästhesie, auf Eine Körperseite beschränkt. Im Gebiet der motorischen Bahnen kommt ebenso bald eine vollständige Lähmung gewisser Muskeln, Paralyse, bald theilweise Lähmung, Parese, zur Beobachtung. Von letzteren ist die mangelnde Ordnung der Bewegungen bei erhaltener Contractionsenergie, die Ataxie, zu unterscheiden; sie ist eine gewöhnliche Folge anästhetischer Zustände der Bewegungsorgane. Auch die motorischen Lähmungszustände können übrigens bloß einseitig, als Hemiplegie und Hemiparese, auftreten.

2. Methoden zur Erforschung der Leitungsbahnen.

Die Nachweisung der nervösen Leitungswege kann sich dreier Methoden bedienen, welche, da jede an gewissen Unvollkommenheiten leidet, womöglich sich ergänzen müssen. Die erste dieser Methoden besteht in dem physiologischen Experiment, die zweite in der anatomischen Untersuchung, die dritte in der pathologischen Beobachtung.

Das physiologische Experiment sucht auf zwei Wegen Aufschlüsse über den Verlauf der Leitungsbahnen zu gewinnen: durch Reizungsversuche und durch Unterbrechungen der Leitung mittelst der Trennung der Theile. Im ersten Fall erwartet man im allgemeinen Steigerung, im zweiten Aufhebung der Function derjenigen Organe, die mit dem gereizten oder getrennten Theil in Verbindung stehen. Bei der Erforschung der centralen Leitungswege sind aber diese Methoden mit ungewöhnlichen Schwierigkeiten und Mängeln verknüpft. Selbst die tadellose Ausführung eines Reizungs- oder Durchschneidungsversuchs gestattet im günstigsten Fall einen bestimmten Punkt einer Leitungsbahn festzustellen: um den ganzen Verlauf einer solchen zu ermitteln, müssten zahlreiche derartige Versuche von der letzten Endigung im Gehirn an bis zum Austritt der zugehörigen Nerven ausgeführt werden, eine Aufgabe, deren Lösung völlig aussichtslos ist, da im Innern des Gehirns die isolirte Reizung oder Trennung einer Leitungsbahn unüberwindliche Hindernisse darbietet. Nur für zwei Fragen sind daher diese Methoden mit einigem Erfolg angewandt worden: für die Frage nach dem Verlauf der Leitungsbahnen

in dem einfachsten der Centralorgane, im Rückenmark, sowie in den nächsten Fortsetzungen der Rückenmarksstränge, den Hirnschenkeln; und für die Frage nach der Zuordnung bestimmter Gebiete der Hirnrinde zu bestimmten peripherischen Organen des Körpers. Die erste dieser Fragen hat man namentlich mittelst isolirter Durchschneidung einzelner Markstränge, die zweite durch beschränkte Reizungs- und Exstirpationsversuche einzelner Rindengebiete zu beantworten gesucht. Doch selbst bei dieser Beschränkung ist es schwierig, einwurfsfreie Resultate zu gewinnen. Jede Reizung theilt sich fast unvermeidlich umgebenden Theilen mit, namentlich bei dem wegen seiner sonstigen Vorzüge fast allein anwendbaren Reizmittel, dem elektrischen Strom. Das nämliche gilt von den Störungen, welche einer Trennung der Nervensubstanz nachfolgen. Ist es endlich geglückt, die Einwirkung möglichst zu isoliren, so bleibt oft genug die Deutung der Erscheinungen unsicher. Die Muskelcontraction, die einer Reizung folgt, kann unter Umständen ebenso gut von einer directen Erregung motorischer Fasern, wie von einer Reaction auf Empfindungseindrücke herrühren. Die Functionsstörungen aber, die in Folge von Durchschneidungen und Exstirpationen eintreten, lassen sich immer erst nach längerer Beobachtung feststellen. Hierdurch wird nun die Sicherheit der Resultate wieder erheblich beeinträchtigt, da sich die direct erzeugten Störungen meistens allmählich ausgleichen, wahrscheinlich indem, vermittelst der oben erwähnten Verbindungen zahlreicher Leitungswege in der grauen Substanz, andere Theile für diejenigen eintreten, deren Function aufgehoben wurde.

Die Lücken, die das physiologische Experiment lässt, ergänzt die anatomische Untersuchung insofern, als sie gerade auf jene Ermittelung der Verbindungswege zwischen functionell zusammengehörigen Gebieten hauptsächlich ausgeht, welche der physiologische Versuch zum größten Theile unerledigt lässt. Zwei Wege hat zu diesem Zweck die Anatomie successiv eingeschlagen: die makroskopische Zerfaserung des gehärteten Organs und die mikroskopische Zerlegung desselben in eine Reihe dünner Schnitte. Wenn die erste dieser Methoden wegen der Gefahr, die sie in sich schließt, Kunstproducte des zerlegenden Messers für wirkliche Faserzüge anzusehen, in neuerer Zeit in Verruf gekommen ist, so übersieht man einerseits, dass sie vorsichtig angewandt ein immerhin schätzbares Hülfsmittel zur Orientirung über gewisse breitere Verlaufswege abgibt, und ist man anderseits geneigt die Gefahr zu unterschätzen, welche die Interpretation der mikroskopischen Bilder mit sich führt. Diese aber hat einen um so größeren Spielraum, je weniger das ideale Ziel der mikroskopischen Durchforschung des Centralorgans, seine vollständige Zerlegung in eine unendliche Zahl von Schnitten genau bestimmter Richtung,

thatsächlich erreichbar ist. Wesentlich vervollkommnet wurde übrigens in neuerer Zeit die mikroskopische Zergliederung der Centralorgane wie der Anhangsgebilde des Nervensystems (Sinnesorgane, Muskeln u. s. w.) durch die Anwendung der Färbungsmethoden, die eine sicherere Trennung der nervösen von anderen Elementartheilen und dadurch eine viel weitergehende Verfolgung des Zusammenhangs der ersteren möglich machen [1]. Eine höchst bedeutsame Ergänzung findet ferner die anatomische an der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Indem diese feststellt, dass die Ausbildung gewisser physiologisch zusammengehöriger Fasersysteme des Centralorgans in verschiedenen Zeiträumen der fötalen Entwicklung erfolgt, macht sie es möglich, wenigstens einzelne der hauptsächlichsten Verlaufsbahnen nahezu vollständig zu verfolgen. Auch diese Methode findet freilich daran ihre Grenze, dass die gleichzeitig entwickelten Fasersysteme immer noch zahlreiche Gruppen einschließen können, welche eine verschiedene functionelle Bedeutung besitzen.

Die pathologische Beobachtung, indem sie zu der Ermittelung der functionellen Störungen diejenige der anatomischen Veränderungen hinzufügt, vereinigt in gewissem Grade die Vorzüge der physiologischen mit denjenigen der anatomischen Untersuchung. Für die Erforschung der Leitungswege aber ist die pathologisch-anatomische Beobachtung vor allem dadurch fruchtbar geworden, dass sie auf ein ähnliches Princip wie die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung sich stützen kann, weil die zu bestimmten Functionsherden gehörenden Fasern in Folge der aufgehobenen Function secundär erkranken. Wenn daher nicht sonstige Bedingungen eine zufällige Coexistenz der Erkrankung wahrscheinlich machen, so können solche Fasern, die gleichzeitig pathologisch verändert sind, als functionell zusammengehörige aufgefasst werden. Von besonderem Vortheil verspricht die Beobachtung der secundären Degenerationen durch ihre Verbindung mit dem physiologischen Experimente zu werden. Diese combinirte Methode kann wieder zwei Wege einschlagen. Entweder wird an irgend einer Stelle des centralen oder peripherischen Nervensystems eines Thieres eine Continuitätstrennung vorgenommen und die eintretende Functionsstörung beobachtet, worauf dann nach längerer Zeit auf anatomischem Wege die Bahnen festzustellen sind, auf denen sich die secundäre Degeneration ausbreitet, oder es wird in früher Lebenszeit ein peripherisches Organ, wie das Auge, das Ohr, zerstört und der Einfluss beobachtet, den dieser Ausfall bestimmter Functionen auf die Entwicklung der nervösen Centralorgane ausübt.

1) Als die folgenreichsten dieser Methoden seien erwähnt: das von Golgi ausgebildete Verfahren der Metall- (namentlich Silber-)Imprägnation und die von Nissl, Retzius, Dogiel u. A. angewandte Färbung mit Methylenblau.

Von den oben erwähnten drei Hauptmethoden hat die erste rein physiologische durch die Versuche von Magendie, Longet, Brown-Séquard, Schiff, Chauveau u. A. zuerst zu einigen, freilich noch unvollkommenen Aufschlüssen über den Verlauf der Leitungsbahnen im Rückenmark und theilweise auch im verlängerten Mark und in den Hirnschenkeln geführt. Erst in neuester Zeit, nachdem durch Hitzig und Fritsch die früher verbreitete Meinung, dass der Hirnmantel unerregbar sei, beseitigt war, sind hierzu zahlreiche Versuche hinzugekommen, welche auf die Feststellung der Endigungen der einzelnen Leitungsbahnen in der Hirnrinde gerichtet sind; wir werden dieselben unter Nr. 9 kennen lernen. Für die Erforschung der mikroskopischen Structur der Centralorgane haben Stilling's Arbeiten zuerst ein umfangreiches Material geliefert. Die ersten Versuche, aus den nach Stilling's Methode gewonnenen mikroskopischen Schnittbildern ein Structurschema des ganzen Cerebrospinalorgans und seiner Leitungswege zu entwerfen, rühren von Meynert und Luys[1]) her. Unter ihnen hat sich namentlich Meynert durch sein auf Grund umfassender Forschungen und mit Hülfe einer seltenen Combinationsgabe entworfenes Bild der Gehirnstructur ein großes Verdienst erworben. Ist auch das von ihm aufgestellte Schema der Leitungsbahnen vielfach hypothetisch und in manchen Punkten schon jetzt unhaltbar geworden, so bot es doch einen Ausgangspunkt für weitere mikroskopische Forschungen, die von nun an in der That zumeist theils ergänzend, theils berichtigend an das Meynert'sche Structurbild anknüpften, und bei denen namentlich die Verwerthung der verschiedenen, eine sichere Erkennung der nervösen Elemente gestattenden Färbemethoden eine wichtige Rolle spielte. Gesicherte, aber freilich wegen des beschränkten Vorkommens der betreffenden pathologischen Affectionen nur für gewisse Leitungsbahnen zu verwerthende Ergebnisse liefert die Untersuchung der secundären Degenerationen der Nervenfasern, auf die zuerst Ludwig Türck hinwies; in neuerer Zeit sind namentlich von Charcot und seinen Schülern zahlreiche Beobachtungen über diesen Gegenstand gesammelt worden[2]). Die äußeren Merkmale der secundären Degeneration bestehen zunächst in einer Umwandlung der Markscheiden: diese werden tinctionsfähig für gewisse Farbstoffe, wie Carmin, in welchen normale Markscheiden sich nicht färben, und schwinden dann allmählich gänzlich; zugleich wandeln sich die Axencylinder in bindegewebige Fasern um, zwischen denen Fettkörnchenzellen auftreten. Die Ursachen dieser Veränderung, von welcher centrale sowohl wie peripherische Fasern ergriffen werden, sind nicht völlig aufgeklärt. Entweder betrachtet man sie mit Türck als Folgen der aufgehobenen Function oder mit Charcot als Folgen der Trennung von den Ernährungscentren. Beide Ansichten sind übrigens keineswegs unvereinbar, da die Ganglienzellen für die aus ihnen hervorgehenden Fasern möglicher Weise gleichzeitig die Bedeutung von Erregungs- und von Ernährungscentren besitzen können (vgl. Cap. VI). Der Werth der Degenerationen für die Erforschung der Leitungswege beruht darauf, dass die Veränderung stets innerhalb

---

1) Meynert, Art. Gehirn in Stricker's Gewebelehre, S. 694 ff. Psychiatrie. 1. Hälfte. Wien 1884. Luys, Recherches sur le système nerveux cérébro-spinal. Paris. 1865. Das Gehirn, sein Bau und seine Verrichtungen. (Internat. wissensch. Bibliothek.) Leipzig 1877.

2) Türck, Sitzungsber. der Wiener Akad. mathem.-naturw. Cl., VI, S. 288 und XI, S. 93. Charcot, Leçons sur les localisations dans les maladies du cerveau. Paris 1875.

zusammenhängender Fasersysteme, und zwar vorzugsweise in einer Richtung von der Unterbrechungsstelle an bis zum nächsten Centralherd grauer Substanz fortschreitet. Diese Richtung fällt wahrscheinlich für alle Fasern mit der Leitungsrichtung zusammen, so dass also die Degeneration der motorischen Fasern centrifugal, diejenige der sensorischen theils centripetal theils centrifugal erfolgt. Doch scheint bei länger bestehender Unterbrechung der Leitung sowie bei jugendlichen Thieren immer auch die entgegengesetzte Richtung in gewissem Grade ergriffen zu werden[1]. Verwandt dieser pathologisch-anatomischen ist die von His und Flechsig angewandte Methode der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Sie beruht auf dem Nachweis, dass in den verschiedenen Fasersystemen die durch ihre weiße Farbe schon makroskopisch erkennbare Markscheide zu verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung sich ausbildet, indem das Mark zuletzt in denjenigen Rückenmarkssträngen, welche direct zur Großhirnrinde emporsteigen, etwas früher in solchen, die sich zum Kleinhirn begeben, und am frühesten in den übrigen erkennbar wird[2]. Da man nun mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen darf, dass die Markscheidenbildung in derselben Reihenfolge wie die vorangehende Entwicklung der Nervenfasern von statten geht, so lässt sich hieraus auf eine systemweise Ausbildung der Fasern schließen, welche, insoweit als die Entwicklung der Systeme zeitlich aus einander fällt, eine Sonderung der durch sie repräsentirten Leitungsbahnen gestattet. Viel versprechend sind endlich noch die Beobachtungen über die secundäre Atrophie der zu bestimmten peripherischen Bewegungs- oder Sinnesapparaten gehörigen Centraltheile, auf welche Gudden zuerst in Versuchen an neugeborenen Thieren aufmerksam machte[3]. Auch beim erwachsenen Menschen können solche secundäre Atrophien nach lange bestandenem Defect sich einstellen. So ist Schwund des Vierhügels nach dem Verlust des Auges schon öfter beobachtet; in einzelnen derartigen Fällen ist sogar secundäre Atrophie von Großhirnwindungen nachgewiesen worden[4]. Da der peripherische Defect lange Zeit bestehen muss, ehe er solche Folgen herbeiführt, so werden aber die auf diesem Wege zu sammelnden Erfahrungen am Menschen wohl immer verhältnissmäßig spärlich bleiben. Auch ist es, wie wir später sehen werden, zweifelhaft, ob die Trennung der Functionen der einzelnen Centraltheile eine so strenge ist, dass nicht durch stellvertretende Steigerung der Functionen anderer Theile von verwandter psychischer Bedeutung die centralen Wirkungen einer secundären Atrophie nach sehr langer Zeit wieder unerkennbar werden. (Vergl. unten Nr. 9.)

---

1) Westphal, Archiv f. Psychiatrie, II, S. 415. Gudden, ebend. S. 693. Mayser, ebend. VII, S. 539. Forel, ebend. XVIII. S. 162.

2) Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1876, S. 198. Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark. Leipzig 1878. His, Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. math.-phys. Cl. XIII, S. 479, XIV, S. 341.

3) Gudden, Archiv f. Psychiatrie, II, S. 693.

4) Huguenin, Correspondenzblatt f. schweizerische Aerzte 1878, Nr. 22.

3. Leitung in den peripherischen Nerven und im Rückenmark.

Der Gedanke liegt nahe, die Erforschung der nervösen Leitungsbahnen bei einem Endpunkte derselben anzufangen und von da zum andern Ende zu schreiten, indem man diejenige Richtung einhält, welche die geleiteten Vorgänge selber nehmen. Von diesen beginnen nun, wie oben bemerkt wurde, die einen in den peripherischen Organen und verlaufen centripetal zum Gehirn, die andern gehen vom Centralorgane aus und eilen centrifugal nach der Peripherie des Körpers. Aber es würde offenbar unzweckmäßig sein, dergestalt entgegengesetzte Ausgangspunkte für die verschiedenen Leitungswege zu benutzen, da diese doch an mehreren Stellen ihres Verlaufs in Beziehung zu einander stehen. So scheint es denn angemessen, hier überhaupt nicht ein physiologisches, sondern ein anatomisches Princip in den Vordergrund zu stellen und die Verfolgung der Bahnen bei demjenigen Punkte zu beginnen, wo dieselben am einfachsten angeordnet sind. Dieser fest bestimmte Punkt liegt aber da, wo die Nerven unmittelbar in der Form der so genannten Nervenwurzeln aus den Centralorganen hervortreten. Von hier aus wollen wir die Leitungswege zuerst in die Peripherie des Körpers, dann in die Centralorgane hinein verfolgen.

Aus dem Rückenmark treten die Nervenwurzeln in zwei Längsreihen, einer hinteren und vorderen. Die hinteren Nervenwurzeln sind sensibel, ihre Reizung erzeugt Schmerz, ihre Durchschneidung macht die ihnen zugeordneten Strecken der Haut unempfindlich; die vorderen Nervenwurzeln sind motorisch, ihre Reizung bewirkt Muskelcontraction, ihre Durchschneidung Muskellähmung. Die Fasern der hinteren Wurzeln leiten centripetal, nach ihrer Durchschneidung verursacht nur die Reizung des centralen Stumpfes Empfindung, nicht die des peripherischen; die Fasern der vorderen Wurzeln leiten centrifugal, hier erzeugt Reizung des peripherischen Stumpfes Muskelzuckung, nicht die des centralen [1]).

Aus dieser von Carl Bell zuerst ausgesprochenen und daher unter dem Namen des Bell'schen Satzes bekannten Thatsache geht hervor, dass an der Ursprungsstelle der Nerven die sensibeln und die motorischen Leitungsbahnen vollständig von einander gesondert sind. Für die Hirn-

1) Eine Ausnahme bildet die von Magendie entdeckte, von Bernard und Schiff bestätigte Erscheinung, dass der peripherische Stumpf der vorderen Wurzel ebenfalls eine schwache Sensibilität zeigt, die aber verschwindet, sobald man die hintere Wurzel durchschneidet (Schiff, Lehrbuch der Physiologie, I, S. 144). Wahrscheinlich beruht diese »rückläufige Sensibilität« darauf, dass die sensible Wurzel an die motorische oder an das die letztere bedeckende Neurilemm Fasern abgibt.

nerven gilt der nämliche Satz mit der Erweiterung, dass bei den meisten derselben diese Scheidung nicht bloß auf einer kurzen, nahe dem Ursprung gelegenen Strecke, sondern entweder während ihres ganzen Verlaufes oder doch auf einem längeren Theil ihrer Bahn erhalten bleibt [1]. Ihren Grund hat die Vereinigung der sensibeln und motorischen Wurzeln zu gemischten Nervenstämmen ohne Zweifel in der räumlichen Endausbreitung der Nervenfasern. Die Muskeln und die sie bedeckende Haut werden von gemeinsamen Nervenzweigen versorgt. Die Trennung der functionell geschiedenen Leitungsbahnen auf ihrem ganzen Verlaufe bleibt daher nur bei jenen Hirnnerven bestehen, deren Endigungen ihren Ursprungsorten beträchtlich genähert sind, während die Ursprungsorte selbst weiter auseinandertreten. Hier führt der getrennte Verlauf einfachere räumliche Verhältnisse mit sich als die anfängliche Vereinigung jener sensibeln und motorischen Fasern, die sich zu benachbarten Theilen begeben.

Wie der Ursprung, so richtet sich auch der weitere peripherische Verlauf der Nerven wesentlich nach den Bedingungen ihrer Verbreitung. Solche Fasern, die zu gemeinsam wirkenden Muskeln, oder die zu einander genäherten Theilen der Haut gehen, ordnen sich zusammen. Nachdem vordere und hintere Nervenwurzeln einen gemischten Nerven gebildet haben, gelangt daher letzterer nicht immer einfach und auf dem kürzesten Wege zu den Orten seiner Ausbreitung, sondern er tritt häufig mit andern Nerven in einen Faseraustausch. Auf diese Weise entstehen die so genannten Nervengeflechte (Plexus). Die Bedeutung derselben wird man darin sehen müssen, dass die Nervenfasern bei ihrem Ursprung aus dem Centralorgan zwar vorläufig bereits so geordnet sind, wie es den Bedingungen ihrer peripherischen Verbreitung entspricht, dass aber diese Ordnung doch noch keine vollständige ist, sondern nachträglich ergänzt werden muss. Die Plexus treten deshalb vorzugsweise an solchen Stellen auf, an denen sich Körpertheile befinden, die starker Nervenstämme bedürfen, wie die beiden Extremitätenpaare. Hier machen es schon die räumlichen Bedingungen des Ursprungs unmöglich, dass die Nerven genau so aus dem Rückenmark hervortreten, wie sie in der Peripherie sich verbreiten. Außer dieser ergänzenden hat aber die Plexusbildung ohne Zweifel auch noch eine compensirende Bedeutung. Beim Ursprung aus den Centralorganen werden diejenigen Nervenfasern einander am meisten

---

1) Rein sensibel sind nämlich Riech-, Seh- und Hörnerv, rein motorisch die Augenmuskelnerven, der Angesichts- und Zungenfleischnerv (Facialis, Hypoglossus); ähnlich den Rückenmarksnerven, d. h. nur nahe dem Ursprung unvermischt, sind der Trigeminus, Glossopharyngeus und der Vagus mit dem Accessorius; bloß bei den letzteren besitzt die sensible Wurzel ein Ganglion, das den eigentlichen Sinnesnerven fehlt.

genähert sein, welche in functioneller Verbindung stehen. Diese letztere geht nun zwar häufig, aber durchaus nicht überall mit der räumlichen Ausbreitung zusammen. So vereinigen sich z. B. die Beuger des Ober- und Unterschenkels zu gemeinsamer Action: jene liegen aber an der Vorder-, diese an der Hinterseite des Gliedes und empfangen daher aus verschiedenen Nervenstämmen, jene vom Schenkel-, diese vom Hüftnerven, ihre Fäden. Haben nun die Nerven für die Beuger der ganzen Extremität einen benachbarten Ursprung, so müssen sie im Hüftgeflecht in jene nach verschiedenen Richtungen abgehenden Stämme sich ordnen. Wahrscheinlich kommt den einfacheren Verbindungen der Wurzelpaare mehr die ergänzende, den complicirteren Plexusbildungen mehr die compensirende Bedeutung zu.

Da die motorische Wurzel in die vordere, die sensible in die hintere Hälfte des Rückenmarks sich einsenkt, so liegt die Vermuthung nahe, dass im Innern dieses Centralorgans die Leitungsbahnen in der nämlichen Ordnung gesondert nach oben laufen. In der That wird dies im allgemeinen durch die physiologische Erfahrung bestätigt. Zugleich ergibt aber die letztere, dass schon im Rückenmark die einzelnen Fasersysteme sich mannigfach durchflechten. So zeigen die Erfolge der Trennung einer Markhälfte, dass nicht alle Leitungsbahnen auf der nämlichen Seite verbleiben, auf welcher die Nervenwurzeln in das Mark eintreten, sondern dass ein Theil derselben innerhalb des Rückenmarks von der rechten in die linke Hälfte übertritt und umgekehrt. Allerdings sind die Angaben verschiedener Beobachter über Art und Umfang der nach halbseitigen Durchschneidungen eintretenden Leitungsstörungen nicht völlig übereinstimmend [1]; auch bestehen offenbar nicht bei allen Thierclassen gleichförmige Verhältnisse. Sowohl die Versuche an Thieren wie pathologische Beobachtungen am Menschen gestatten aber keinen Zweifel, dass mindestens die sensorischen Fasern stets eine theilweise Kreuzung erfahren, da nach Trennung der einen Markhälfte auf keiner Körperseite eine vollständige Lähmung der Empfindung eintritt [2]. Variabler scheinen sich in dieser Beziehung die motorischen Bahnen zu verhalten. Während die Versuche an Thieren ebenfalls auf eine partielle Kreuzung hinweisen, wobei aber immerhin die Mehrzahl der Fasern auf der gleichen Seite verbleibt [3], pflegt man aus pathologischen Beobachtungen zu schließen, dass im

1) Zur Geschichte dieser Controverse vergl. v. Bezold, Ztschr. f. wiss. Zoologie, IX, S. 307.

2) Schiff, Physiologie, I, S. 233.

3) Brown-Séquard, Lectures p. 48. Vulpian, Leçons sur la physiologie du système nerveux. Paris 1866, p. 385. Osann, Die Leitungsbahnen im R.-M. des Hundes. Straßburg 1882.

Rückenmark des Menschen die motorischen Bahnen völlig ungekreuzt verlaufen [1]). Wie theilweise zwischen den beiden Hälften des Rückenmarks, so finden sich übrigens innerhalb jeder dieser Hälften Verflechtungen der Fasern und Aenderungen ihrer Verlaufsrichtung. Zwar scheinen bei allen Wirbelthieren die Vorderstränge den vorderen, die Hinterstränge den hinteren Nervenwurzeln zu entsprechen, so dass in den ersteren nur motorische, in den letzteren nur sensorische Bahnen enthalten sind. Dagegen tritt in den Seitensträngen, wie Versuche an Thieren [2]) und die Verbreitung secundärer Degenerationen beim Menschen [3]) gleicher Weise zeigen, eine Vermischung beider Bahnen ein, in Folge deren ein Theil des motorischen Fasersystems bis an die Grenze des Hinterstrangs verschoben wird, wo Abzweigungen der sensorischen Bahn ihn von allen Seiten umfassen.

An den auf diese Weise eintretenden Verflechtungen der Fasersysteme ist wahrscheinlich die den Centralcanal umgebende graue Substanz wesentlich betheiligt, indem sie von bestimmten Richtungen her Fasern aufnimmt, um sie nach andern Richtungen wiederum abzugeben. Physiologische Thatsachen lassen vermuthen, dass die Fasern der Nervenwurzeln entweder sofort oder bald nach ihrem Eintritt in das Mark in grauer Substanz endigen. Diese Annahme wird auch dadurch unterstützt, dass die Fasern der Rückenmarksstränge eine veränderte Reizbarkeit annehmen. Während nämlich die peripherischen Nerven leicht durch mechanische oder elektrische Reize zur Erregung gebracht werden können, ist dies bei den Rückenmarksfasern nicht mehr der Fall, so dass ihnen von manchen Beobachtern überhaupt die Reizbarkeit abgesprochen wurde [4]). Ist dies auch zu weit gegangen, da sich entweder durch Summation der Reize oder unter Zuhülfenahme von Giften, welche die centrale Reizbarkeit erhöhen, wie z. B. von Strychnin, eine Erregung immer erzielen lässt, so deutet doch dieses veränderte Verhalten, welches sich überall an centralen Fasern vorfindet [5]), auf die eingetretene Einschaltung grauer Substanz hin. Die letztere wird nun aber dadurch von großem Einfluss auf die Leitungsvorgänge, dass sie eine von der Peripherie her eintretende

1) W. Müller, Beiträge zur patholog. Anatomie und Physiologie des menschlichen Rückenmarks. Leipzig 1871, S. 3 ff. Auch aus der bei apoplektischen Ergüssen im Gehirn zu beobachtenden Beschränkung der motorischen Lähmung auf die entgegengesetzte Körperseite erschließt man einen ungekreuzten Verlauf. Vgl. jedoch unten S. 108f. u. 116.

2) Ludwig und Woroschiloff, Berichte der sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Classe 1874, S. 296.

3) Flechsig, Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark. Leipzig 1878, S. 48 f. (Ebend. Taf. IV, Fig. 2.) Neurolog. Centralbl. IX, 2, 3.

4) van Deen, in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. VI, 1859, S. 279. Schiff, Lehrbuch der Physiol. I, S. 238, Pflüger's Archiv XXVIII, XXIX, S. 537 ff., XXX, S. 199 ff.

5) Vgl. Cap. VI.

Bahn offenbar nicht bloß mit einer einzigen, sondern mit vielen centralen Leitungswegen in Verbindung bringt, wobei zugleich die Widerstände, die sich auf den einzelnen Wegen, auf denen sich eine Erregung ausbreiten kann, derselben entgegensetzen, von verschiedener Größe sind. So kommt es, dass neben einer Hauptbahn, auf der unter normalen Verhältnissen die Erregungen von mäßiger Stärke geleitet werden, stets noch Nebenbahnen zu unterscheiden sind, welche nur entweder bei größerer Intensität der Reize oder erhöhter Reizbarkeit oder auch in Folge des Ausfalls der Hauptbahnen in Anspruch genommen werden. Diese Auffassung findet theils in gewissen Erscheinungen nach partiellen Durchschneidungen des Rückenmarks, theils in der Beobachtung der später (in Cap. V) ausführlicher zu besprechenden Rückenmarksreflexe sowie der Mitempfindungen und Mitbewegungen ihre Stütze. Werden an einer Stelle die weißen Markstränge sämmtlich durchschnitten, so dass nur eine schmale Brücke grauer Substanz übrig bleibt, so können immer noch Empfindungseindrücke und Bewegungsimpulse geleitet werden, nur müssen dieselben eine stärkere Intensität als gewöhnlich besitzen. Zugleich ist dieses Leitungsvermögen der grauen Substanz nicht an bestimmte Richtungen gebunden: die Vorderhörner leiten nöthigenfalls Empfindungsreize, die Hinterhörner motorische Erregungen [1]). Ebenso findet man, dass die Lähmungserscheinungen, die in Folge der Durchschneidung einer Partie der weißen Stränge eingetreten sind, nach kurzer Zeit wieder gehoben werden, ohne dass doch eine Verheilung der Durchschnittsstelle eingetreten wäre [2]). Die Erscheinungen der Mitempfindung und der Reflexbewegung endlich weisen darauf hin, dass in dem Rückenmark die Reizungsvorgänge nicht, wie in einem gemischten Nervenstamm, einfach geleitet werden, sondern dass eine Uebertragung der Erregung theils innerhalb der sensorischen Leitung, theils von sensorischen auf motorische Bahnen stattfinden kann. Als Ort dieser Uebertragung ist wiederum die graue Substanz zu betrachten, da die vollständige Trennung derselben bei Erhaltung eines Theils der vordern und hintern Markstränge das Reflexvermögen aufhebt. Die Uebertragungen innerhalb der sensorischen Leitung scheinen nur auf der nämlichen Rückenmarkshälfte stattzufinden, welche der primären Reizung entspricht, da die Mitempfindungen, die bei der Reizung einer Hautstelle beobachtet werden, stets Hautstellen derselben Seite angehören. In den motorische Bahnen verbindenden Theilen der grauen Substanz finden wahrscheinlich ähnliche Uebertragungen statt; die so entstehenden Mitbewegungen beschränken sich aber meist gleichfalls auf Muskeln der nämlichen Körperseite, und

1) Schiff, Physiologie, I, S. 257, 282.
2) Ludwig und Woroschiloff a. a. O. S. 297.

zugleich auf solche, die dem direct innervirten Muskel benachbart sind. Uebrigens können die im Rückenmark entspringenden Mitempfindungen und Mitbewegungen nicht sicher von denjenigen unterschieden werden, die in Uebertragungen innerhalb höher gelegener Centren ihre Ursache haben. Eine bestimmte Unterscheidung ist in dieser Beziehung nur bei der Reflexübertragung von der sensorischen auf die motorische Bahn möglich, weil die Rückenmarksreflexe nach der Abtrennung der höheren Centraltheile für sich allein beobachtet werden können. Die in diesem Fall wahrgenommenen Erscheinungen führen zu dem Schlusse, dass die Zweigleitung der Reflexe aus einer großen Zahl von Leitungswegen besteht, welche sämmtlich mit einander zusammenhängen. Denn mäßige Reizung einer beschränkten Hautstelle zieht bei einem gewissen mittleren Grad der Erregbarkeit eine Reflexzuckung nur in derjenigen Muskelgruppe nach sich, welche von motorischen Wurzeln versorgt wird, die in der gleichen Höhe und auf derselben Seite wie die gereizten sensibeln Fasern entspringen. Steigert sich der Reiz oder die Reizbarkeit, so geht zunächst die Erregung auch auf die in gleicher Höhe abgehenden motorischen Wurzelfasern der andern Körperhälfte über, endlich, bei noch weiterer Steigerung, verbreitet sie sich mit wachsender Intensität zuerst nach oben und dann nach unten, so dass schließlich die Muskulatur aller Körpertheile, die aus dem Rückenmark und verlängerten Mark ihre Nerven beziehen, in Mitleidenschaft gezogen wird [1]). Jede sensible Faser steht demnach durch eine Zweigleitung erster Ordnung mit den gleichseitig und in gleicher Höhe entspringenden motorischen Fasern, durch eine solche zweiter Ordnung mit den auf der entgegengesetzten Seite in gleicher Höhe austretenden, durch Zweigleitungen dritter Ordnung mit den höher oben abgehenden Fasern und endlich durch solche vierter Ordnung auch mit den weiter unten entspringenden in Verbindung.

Durch die Verflechtung der Fasern und namentlich durch die unbeschränkte Leitungsfähigkeit der grauen Substanz wird die Nachweisung der speciellen Leitungsbahnen, welche den einzelnen Provinzen der Haut und den verschiedenen Muskelgruppen zugeordnet sind, in hohem Grade erschwert, so dass unsere Kenntniss dieser Verhältnisse noch eine sehr mangelhafte ist. Die Empfindungsfasern scheinen die Regel einzuhalten, dass sie um so mehr nach vorn gelagert sind, je weiter die Hautprovinz, die von ihnen versorgt wird, von der Rückenmarksaxe entfernt ist: von den sensorischen Bahnen der Hinterbeine sind daher die des Oberschenkels am meisten nach hinten, die des Fußes am meisten nach vorn gelagert [2]). Ferner ist nachgewiesen, dass die sensorischen Fasern

1) Pflüger, Die sensorischen Functionen des Rückenmarks. Berlin 1853, S. 67 ff.
2) Türck, Sitzungsber. der Wiener Akademie. VI, 1851, S. 427.

für die Hinterseite der unteren Extremität in den Seitensträngen verlaufen, wobei sie sich zum größeren Theil kreuzen, zum kleineren Theil ungekreuzt bleiben. Die motorischen Bahnen sind bis jetzt nur insoweit, als sie in den Seitensträngen verlaufen, näher erforscht: sie bleiben zum größten Theil ungekreuzt, und zwar liegen diejenigen, welche dem Hinterbein vom Vorderkörper aus Reflexe zuleiten, in der vorderen Hälfte, diejenigen, welche die Erregung der coordinirten Bewegungen beim Gehen, Sitzen u. dgl. vermitteln, in einer das mittlere Dritttheil des Querschnitts einnehmenden Region [1]). Im oberen Theil der Seitenstränge sollen außerdem die motorischen Bahnen der Athmungsmuskeln enthalten sein; doch ist es zweifelhaft, ob diese Angabe für sämmtliche Respirationsnerven zutrifft [2]).

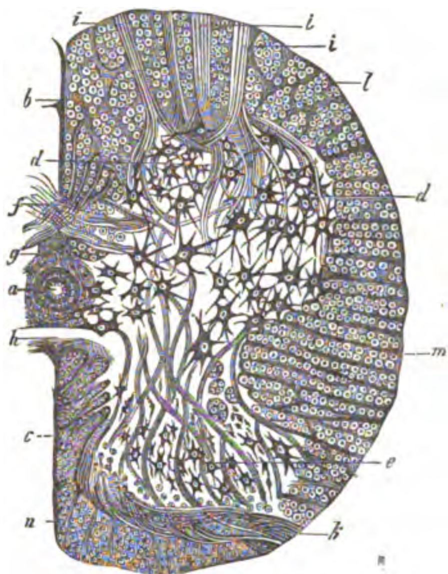


Fig. 46. Querdurchschnitt durch die untere Hälfte des menschlichen Rückenmarks, nach Deiters. (Die Ganglienzellen sind der Deutlichkeit wegen in vergrößerterem Maßstabe als die übrigen Theile dargestellt.) *a* Centralcanal. *b* vordere, *c* hintere Längsspalte. *d* Vorderhorn mit den größeren Ganglienzellen. *e* Hinterhorn mit den kleineren Ganglienzellen. *f* vordere Commissur. *h* hintere Commissur. *g* Gelatinöse Substanz um den Centralcanal. *i* vordere, *k* hintere Nervenwurzelbündel. *l* Vorderstrang. *m* Seitenstrang. *n* Hinterstrang.

Versucht man es, von den gewonnenen physiologischen Resultaten ausgehend, die Structur des Rückenmarks zu deuten, so wird wenigstens im allgemeinen durch die Anordnung der Formelemente das physiologische Ergebniss begreiflich, dass in diesem Organ neben einer Hauptbahn immer noch zahlreiche Nebenbahnen bestimmte peripherische und centrale Endpunkte miteinander verbinden. Die Fasern der vordern Wurzeln treten direct in die großen Nervenzellen der Vorderhörner als deren Axenfäden ein, wogegen die Fasern der hintern Wurzeln, nachdem sie durch die

1) Ludwig und Miescher, Berichte der Sächs. Ges. der Wissensch. 1870, S. 404. Ludwig und Woroschiloff, ebend. 1874, S. 248 ff. Mit diesen aus den Durchschneidungsversuchen gewonnenen Ergebnissen stehen die Folgerungen, welche Gotch und Horsley aus der Fortpflanzung der elektrischen Veränderungen, die bei Reizung von Nervenwurzeln oder eines Theils des Rückenmarks an anderen Theilen desselben eintreten, in allen wesentlichen Punkten in Uebereinstimmung. (Philos. Transact. Vol. 182, B. p. 267 ff.).

2) Schiff, Pflüger's Archiv, IV, S. 225.

Nervenzellen der Spinalganglien unterbrochen worden sind, nach dem Eintritt in das Rückenmark sich zunächst in auf- und absteigende Systeme trennen, welche überall feine Zweige in die Punktsubstanz der Hinterhörner abgeben [1]). Hiernach wird die Rolle der Hauptbahn den weißen Marksträngen (*l*, *m*, *n* Fig. 46) zukommen, zwischen denen und den abgehenden Nervenwurzeln nur eine kurze Lage von Ganglienzellen eingeschoben ist; Nebenleitungen aber werden in der mannigfaltigsten Weise durch das Zellen- und Fibrillensystem der grauen Centralmasse (*d*, *e*) vermittelt werden können. Aus den genannten drei Hauptsträngen des Marks sondern sich zum Theil schon im Rückenmark deutlich einzelne Bündel aus, deren compacte Beschaffenheit vermuthen lässt, dass sie eine gesonderte functionelle Bedeutung besitzen, und auf deren Trennung und Verlaufsrichtung auch entwicklungsgeschichtliche und pathologisch-anatomische Beobachtungen schließen lassen. Sie zeigen, dass jener Antheil der S e i t e n s t r ä n g e, dem eine m o t o r i s c h e Function zukommt, ungekreuzt in der hinteren Hälfte dieser Stränge in einem Bündel verläuft, welches auf dem Querschnitt gesehen von außen her in die graue Substanz des Hinterhornes vorspringt [2]). Dieser Antheil geht weiter oben in die Pyramiden des verlängerten Marks über, wo er in der P y r a m i d e n k r e u z u n g auf die andere Seite tritt, er heißt daher die P y r a m i d e n - S e i t e n s t r a n g b a h n (Fig. 47). Ebenso verläuft der innerste Theil der motorischen V o r d e r s t r ä n g e, welcher unmittelbar die vordere Längsspalte begrenzt, ungekreuzt bis zum verlängerten Mark. Hier geht er ebenfalls in die Pyramiden über, a l s P y r a m i d e n - V o r d e r s t r a n g b a h n; er bildet den auch in der med. oblongata u n g e k r e u z t bleibenden Theil dieser Bündel. Die nach außen von diesem gelegenen Vorderstrangbündel bleiben nur zum Theil ungekreuzt, zum Theil aber treten sie schon im Rückenmark in der vorderen Commissur auf die entgegengesetzte Seite. Derjenige Antheil des S e i t e n s t r a n g s ferner, welcher den Pyramiden-Seitenstrang an der Oberfläche des Marks bedeckt, stellt eine ungekreuzt

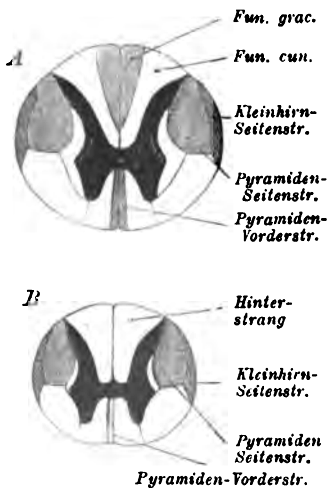


Fig. 47. Zwei Querschnitte des Rückenmarks. *A* aus der Halsanschwellung. *B* aus dem Brusttheil. Nach FLECHSIG.

1) RAMÓN Y CAJAL, Anatom. Anz. 1890 Nr. 3, 4, 21, 22. KÖLLIKER, Würzburg. Sitz.-Ber. 1890, S. 44, 126.

2) TÜRCK, Wiener Sitzungsber. VI, S. 304 f. CHARCOT a. a. O.

verlaufende, wahrscheinlich sensorische Bahn dar, welche durch die unteren Kleinhirnstiele nach dem kleinen Gehirn sich abzweigt, die Kleinhirn-Seitenstrangbahn (Fig. 47). Die Hinterstränge, welche, wie bemerkt, ausschließlich sensorische Bahnen führen und daher nach abwärts den Hauptantheil der in die hinteren Wurzeln eintretenden Fasern bilden, sondern sich erst im Halsmark in zwei Strangmassen, in die dicht der Medianspalte anliegenden zarten oder GOLL'schen Stränge (*Fun. graciles*) und die nach außen von ihnen gelegenen keilförmigen Stränge (*Fun. cuneati*, Fig. 47 *A*) [1]).

Zwischen diesen anatomischen Resultaten und der physiologischen Beobachtung besteht nur insofern ein scheinbarer Widerspruch, als nach den ersteren ein Theil der motorischen Bahnen der Vorderstränge eine Kreuzung erfährt, während die letztere lehrt, dass sich namentlich beim Menschen diejenigen Bahnen, in welchen die motorischen Impulse geleitet werden, innerhalb des Rückenmarks nicht kreuzen. Dieser Widerspruch lässt sich aber möglicher Weise durch die Annahme lösen, dass es motorische Bahnen im Rückenmark gibt, welche nicht der Leitung der Willensimpulse bestimmt sind, sondern die Leitung von Reflexbewegungen vermitteln, deren Centralpunkte sich in den höheren Centralorganen befinden. Die angegebenen Verhältnisse lassen also vermuthen, dass die centrifugale Leitung solcher Reflexe auf Wegen geschieht, die mit denen der Willenserregung nicht zusammenfallen, und insbesondere würde hiernach die äußere Hälfte der Vorderstränge als eine derartige Bahn aufzufassen sein, während die inneren Partien der nämlichen Stränge und der hintere motorische Theil der Seitenstränge, d. h. die beiden Antheile der Pyramidenbahn, wahrscheinlich zur Leitung der Willenserregungen bestimmt sind. Wie auf diese Weise die motorische Bahn in mehrere Zweige von gesondertem Verlauf und vielleicht von verschiedener functioneller Bedeutung sich trennt, so ist dies sichtlich auch mit der sensorischen der Fall: hier sondert sich von dem oben schon erwähnten Faserbündel, welches direct in die unteren Kleinhirnstiele übergeht, ein zweites, das, theils aus den CLARKE'schen Säulen (Fig. 25 *B* S. 55), theils aus der hinteren Commissur hervorkommend, zu den GOLL'schen Strängen sich sammelt, um im verlängerten Mark in den Kernen der zarten Stränge (Fig. 26 und *fg* Fig. 28 S. 59) zu endigen [2]); dazu kommt endlich noch ein dritter Faserzug, welcher überwiegend die Fortsetzungen der hinteren Wurzelfasern enthält und in die Kerne der keilförmigen Stränge (ebend. *fc*) sich einsenkt, um, wie wir unten sehen werden, von da aus durch das

1) FLECHSIG, Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark, S. 30 ff.
2) BECHTEREW, Arch. f. Anat. 1887, S. 126.

zonale Fasersystem mit den Oliven in Verbindung zu treten [1]). Welche functionelle Bedeutung diese Sonderung hat, darüber herrscht freilich hier noch größere Unsicherheit, als bei den Zweigen der motorischen Bahn [2]). Auch ist es nicht unwahrscheinlich, dass überhaupt die Trennung verschiedener centrifugaler und centripetaler Bahnen im Rückenmark erst mit der Differenzirung der Centralorgane sich ausbildet. Hierauf weist von physiologischer Seite besonders die Thatsache hin, dass bei den niederen Wirbelthieren, z. B. beim Frosche, die Willensimpulse ganz ebenso wie die motorischen Reflexerregungen auf Bahnen geleitet werden, die eine theilweise Kreuzung erfahren. Ebenso lässt in anatomischer Beziehung die Richtung, nach der die Zellenausläufer namentlich in dem einfacher gebauten Rückenmark der Fische gestellt sind, die Annahme plausibel erscheinen, dass hier die nämlichen Ganglienzellen, welche motorische Fasern an die Nervenwurzeln abgeben, durch aufsteigende Fortsätze eine Verbindung mit den höher gelegenen motorischen Centren und durch rückwärts gerichtete eine solche mit den sensibeln Leitungsbahnen vermitteln, dass also die Leitungsbahnen der Reflexe und der sensibeln und motorischen Erregungen nicht von einander geschieden sind [3]). In dem Rückenmark der höheren Wirbelthiere wird die graue Substanz reicher an Zellen, und die Fortsätze der letzteren nehmen wechselndere Richtungen an, so dass schon hieraus auf eine zunehmende Verwickelung der Leitungsbahnen geschlossen werden muss. Durch alle Wirbelthierclassen scheint aber für das Rückenmark das Structurschema zu gelten, dass der Axenfaden einer Zelle direct in eine Nervenfaser übergeht, während die Protoplasmafortsätze in den Fibrillen der Punktsubstanz sich verlieren. Am deutlichsten ist dies an den großen Zellen der Vorderhörner; doch vermuthet man das nämliche Verhalten auch für die in die sensorische Leitung eingeschalteten Zellen der Hinterhörner. Außer diesen in die großen Leitungsbahnen eingehenden Nervenzellen gibt es dann wahrscheinlich noch andere, durchweg der kleineren Form angehörende Zellen, welche in die Leitungswege der grauen Substanz eingeschaltet sind [4]).

Die Sicherheit der auf Markdurchschneidungen gegründeten Schlüsse wird dadurch erheblich beeinträchtigt, dass bei denselben immer zugleich Reizungserscheinungen eintreten, durch welche das Bild der Leitungsstörung getrübt wird. Jede Verletzung des Rückenmarks bringt nämlich einen Zustand erhöhter

---

1) Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 309 ff.

2) Vgl. hierüber im folgenden Capitel namentlich die Besprechung der Functionen der Hirnganglien und des Kleinhirns.

3) Stieda, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XVIII, Taf. I, Fig. 6.

4) Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. LI, S. 1 ff.

Reizbarkeit hervor, der in der Regel auf diejenige Körperseite beschränkt bleibt, auf welcher die Verletzung stattfand, zuweilen aber auch auf die andere Seite übergreifen kann. Sind die sensibeln Bahnen von der Verletzung getroffen worden, so besteht die erhöhte Reizbarkeit in einer Hyperästhesie, welche in verstärkten Reflexen und Schmerzenszeichen auf Einwirkung von Reizen sich äußert. Wurden die motorischen Bahnen verletzt, so stellen leicht entweder anscheinend spontan oder auf Reizung sensibler Nerven länger dauernde Krämpfe sich ein. Eine solche Hyperkinesie pflegt nicht auf die Seite der Verletzung beschränkt zu bleiben, wie es in der Regel mit der Hyperästhesie der Fall ist[1]. Bei der letzteren tritt daher die verminderte Empfindlichkeit der entgegengesetzten Körperhälfte noch deutlicher hervor, während die Hyperkinesie auf einige Zeit die Lähmungssymptome überhaupt undeutlicher macht. Beide Veränderungen der Reizbarkeit müssen wohl, da sie erst einige Zeit nach der Durchschneidung sich einstellen, im weiteren Verlauf aber wieder allmählich verschwinden, auf einen durch die Verletzung verursachten Reizungszustand zurückgeführt werden. Dabei ist die erhöhte Sensibilität wahrscheinlich deshalb mehr auf die Seite der Verletzung beschränkt, weil die Reizung vorzugsweise auf die Wurzelfasern der nämlichen Seite sich ausbreitet. Die Hyperkinesie aber zeigt keine solche Beschränkung, da sie überhaupt nicht auf der Leitung zum Gehirn beruht, sondern im Rückenmark selbst zu Stande kommt, indem sich in den Markfasern oder in der grauen Substanz ein Reizungszustand entwickelt, der als erhöhte Reflexerregbarkeit oder sogar als unmittelbare Erregung der motorischen Fasern sich äußert[2]. Der Zustand der Hyperkinesie scheint sich jedoch allmählich von der verletzten Stelle weiter auszubreiten. Brown-Séquard fand nämlich, dass bei Thieren, welche Verletzungen des Rückenmarks überlebten, nach einigen Wochen anscheinend spontan oder auf mäßige sensible Reize allgemeine Convulsionen eintraten[3]. Da der Centralherd solcher Krämpfe, wie später gezeigt werden wird[4], in das Gebiet des verlängerten Marks und der Brücke fällt, so muss demnach in solchen Fällen die Veränderung der Reizbarkeit bis zu diesen Theilen emporgestiegen sein. Es ist begreiflich, dass die so alle partiellen Durchschneidungen oder andere pathologische Continuitätstrennungen begleitenden Veränderungen der Reizbarkeit

---

1) Uebrigens hat Sanders (Geleidingsbanen in het ruggemerg. Groningen 1866, p. 66) zuweilen auch eine vorübergehende Hyperästhesie auf der entgegengesetzten, gewöhnlich unempfindlicheren Seite beobachtet.

2) Die Hyperästhesie ist, wie Schiff beobachtet und Sanders bestätigt hat, nach bloßer Durchschneidung der Hinterstränge stärker ausgebildet, als wenn gleichzeitig die graue Substanz verletzt ist. Wahrscheinlich hat dies darin seinen Grund, dass im letztern Fall gleichzeitig die Leitung bedeutend beeinträchtigt wird. Die Hyperkinesie ist bis jetzt so gut wie unerklärt geblieben (vgl. darüber Schiff, Physiol. I. S. 290). Man hat wohl bei der Beurtheilung dieses Zustandes allzusehr von der Analogie mit der Hyperästhesie sich bestimmen lassen. Es ist aber nicht zu übersehen, dass es sich bei der letzteren immer auch darum handelt, welche Wege für die Leitung der Empfindungseindrücke zum Gehirn offen stehen, während bei der Hyperkinesie die Reizung der motorischen Gebilde des Marks allein in Betracht kommt. Hieraus erklärt sich, wie oben angedeutet, leicht die unbestimmtere Ausbreitung dieses Zustandes.

3) Brown-Séquard, Arch. gén. de méd. 5me sér. t. VII, 1856, p. 14. Aehnliche epileptiforme Zufälle hat Brown-Séquard auch nach Verletzungen peripherischer Nerven (Gaz. méd. 1871 p. 6, 38) und Westphal nach starken Gehirnerschütterungen bei Thieren beobachtet (Berliner klin. Wochenschr. S. 449).

4) Siehe Cap. V.

die Beurtheilung der Leitungsstörungen erschweren; dies macht sich aber hauptsächlich bei der Leitung der Empfindungseindrücke geltend, da an den sensibeln Wurzelfasern der verletzten Seite der Zustand erhöhter Reizbarkeit vorzugsweise sich äußert. Das gewöhnliche Bild, welches halbseitige Durchschneidungen oder Verletzungen des Markes darbieten, ist daher: fast vollständige Lähmung der Muskeln und erhöhte Reizbarkeit der Haut auf der verletzten, geringere Bewegungsstörungen und verminderte Empfindlichkeit auf der entgegengesetzten Seite [1]). Hieraus kann nun zwar mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, dass die motorischen Bahnen großentheils ungekreuzt nach oben gehen; ob aber die größere Zahl der sensibeln Bahnen einen geradlinigen oder gekreuzten Verlauf nimmt, bleibt ungewiss. Denn hat die erhöhte Reizbarkeit ihren Sitz in den der verletzten Stelle (Fig. 48) benachbarten Wurzelfasern, so wird, sobald nur ein Theil der Bahnen (z. B. *b*) auf die andere Seite übertritt, die Empfindlichkeit in der peripherischen Ausbreitung dieser Wurzelfasern bei *A* vermehrt sein. Auf der entgegengesetzten Körperhälfte *B* aber, auf welche in der Regel die von der verletzten Stelle ausgehende Veränderung nicht übergreift, ist bloß jene Verminderung der Sensibilität bemerkbar, welche durch die Trennung der gekreuzten Fasern *b'* bewirkt wird [2]).

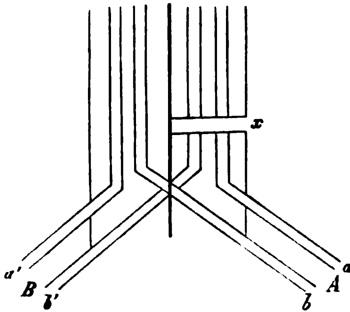


Fig. 48.

Mit der geringen Reizbarkeit der centralen Nervenmasse, auf welche oben hingewiesen wurde, hängen wahrscheinlich eigenthümliche Erscheinungen zusammen, welche auf Verschiedenheiten der Empfindungsleitung bezogen werden können. Sobald nämlich die letztere in Folge einer Trennung der weißen Hinterstränge nur noch durch graue Substanz vermittelt wird, so sind im allgemeinen stärkere oder öfter wiederholte Reize erforderlich, wenn die Erregung durch die erhalten gebliebene Lücke sich fortpflanzen soll. Sobald aber die Erregung entstanden ist, pflegt sie an Intensität, Ausbreitung und Dauer ungewöhnlich stark zu sein. Ein entgegengesetzter Zustand scheint sich einzustellen, wenn die graue Substanz vollständig getrennt ist, so dass auf einer gewissen Strecke die Leitung nur durch die weißen Markstränge vermittelt werden kann. In diesem Falle ist die Reizbarkeit der unter der Trennungsstelle gelegenen Hauttheile gegenüber schwachen und mäßig starken Eindrücken nicht verändert. Dagegen erreicht die Erregung schon bei einer mäßigen Intensität

1) Pathologische Beobachtungen mit ähnlichem Resultat vgl. bei Brown-Séquard, Journal de la physiologie VI, p. 124, 232, 581, Archives de physiol. I, p. 610, II, p. 236, und W. Müller, Beiträge zur pathologischen Anatomie und Physiologie des menschlichen Rückenmarks. Leipzig 1871, S. 3 ff.

2) Die Empfindlichkeit bei *A* (Fig. 48) resultirt aus der Reizbarkeit der Faserbündel *a* und *b*, die von *B* aus der Reizbarkeit von *a'* und *b'*. Würde nun die Durchschneidung bei *x* nur eine Leitungsstörung nach sich ziehen, so müsste, falls z. B. ebenso viele Fasern gekreuzt wie ungekreuzt verliefen, auf beiden Seiten die Empfindlichkeit gleichmäßig vermindert sein. Wird aber gleichzeitig in der Umgebung von *x* die Reizbarkeit der Wurzelfasern erhöht, so wird die Empfindlichkeit bei *A* größer als bei *B* sein, weil in dem Bündel *b* die Erregung stärker als in *a'* ist.

des Eindrucks ihr Maximum, so dass eine weitere Steigerung der Reize keine verstärkten Zeichen der Sensibilität, also keine Symptome von Schmerz hervorbringt. Eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtet man ohne jede Verletzung des Rückenmarks nach der Einwirkung gewisser die centrale Substanz verändernder Stoffe, nämlich der Betäubungsmittel (Anaesthetica) wie Aether, Chloroform. Auch hier tritt ein Zustand nicht der Empfindungslosigkeit, aber der Schmerzlosigkeit (Analgesie), ein. SCHIFF, der diese Erscheinungen zuerst beobachtete, hat aus ihnen geschlossen, dass für Tastreize und Schmerzreize getrennte Leitungsbahnen existirten: die ersteren sollten in den weißen Marksträngen, die letzteren in der grauen Substanz geleitet werden[1]). Dieser Schluss ist jedoch kein zwingender. Vielmehr lassen sich die betreffenden Erscheinungen auch aus den oben erwähnten Reizbarkeitsverhältnissen der weißen und der grauen Substanz ableiten. Insofern nämlich die weißen Sträng eine veränderte Reizbarkeit gewinnen, nachdem sie die graue Substanz durchsetzt haben, wird es begreiflich, dass auch die Leitung der Erregung um so mehr von der des peripherischen Nerven abweicht, je mächtiger die Massen grauer Substanz sind, welche sie passiren muss. In dieser Beziehung werden namentlich erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Bahnen existiren, je nachdem diese unmittelbar nach ihrem Eintritt in die Vorder- oder Hinterhörner aus letzteren wieder hervorkommen und in den Marksträngen nach oben verlaufen, oder in dem Zellennetz der grauen Hörner verschlungene Wege einschlagen, um gelegentlich höher oben oder weiter unten in die Markstränge einzutreten. Wenn alle Leitungsbahnen erhalten sind, wird bei Reizen von mäßiger Stärke die Erregung im allgemeinen nur auf der einfachen Hauptbahn sich fortpflanzen, und erst bei stärkeren Reizen wird sie zugleich auch die Seitenbahnen, welche größere Widerstände darbieten, ergreifen. Hierfür spricht schon die Thatsache, dass eine besondere Zweigbahn durch die graue Substanz, von der oben die Rede war, jene nämlich, welche von der sensorischen zu der motorischen Leitung überführt, und welche die Entstehung von Reflexbewegungen vermittelt, ebenfalls erst bei stärkeren Reizen in Miterregung geräth. Ist dagegen die Hauptbahn unterbrochen, dadurch dass die weißen Markstränge durchschnitten oder sonst unwegsam geworden sind, so muss natürlich die Reizung eine stärkere sein, wenn sie überhaupt durch die verletzte Stelle sich fortpflanzen soll. Anders verhält es sich, wenn die Leitung durch die graue Centralmasse getrennt und nur die Leitung durch die weißen Stränge erhalten ist. Um die in diesem Falle hervortretenden Erfolge zu verstehen, müssen wir die weitere Eigenschaft der grauen Substanz beachten, dass sie Erregungen in sich anzusammeln vermag, so dass sie erst auf oft wiederholte Reize, nun aber auch sogleich mit einer starken und anhaltenden Erregung antwortet. Bei wachsenden Reizen wird darum in der Hauptbahn verhältnissmäßig früher der Grenzpunkt erreicht sein, wo die Erregung nicht mehr wachsen kann, während, wenn die Reizung größere Strecken grauer Masse zu passiren hat, diese Maximalgrenze erst bei einer höheren Reizintensität erreicht wird, bei der dann aber auch der Effect der Erregung, die Empfindung oder Muskelzuckung, eine bedeutendere Intensität besitzt. Wir können uns demnach das Gesetz, nach welchem mit wachsendem Reize die Erregung zunimmt, für beide Formen der Nervensubstanz durch die Fig. 49 versinnlichen, in welcher

1) SCHIFF, Physiologie I, S. 251 ff. PFLÜGER's Archiv XXVIII S. 537, XXIX S. 537 u. XXX S. 199 ff.

die Erregungen als Ordinaten auf eine Abscissenlinie xx' bezogen sind, deren Längen den Reizgrößen entsprechen. Die Curve *abc* versinnlicht das Gesetz der Erregung für die weiße, die Curve *efg* für die graue Substanz. Die letztere Curve verlässt erst bei einem höheren Reizwerthe die Abscissenlinie, steigt dafür aber zu einem höheren Maximum an. Hierin finden denn auch die auffallenden Erscheinungen der Analgesie ihre Erklärung. Sind alle Leitungsbahnen erhalten, so wird die Erregung, wie sie bei schwachen Reizen nur die Hauptbahn einschlägt, so umgekehrt bei den stärksten vorzugsweise auf den Seitenbahnen durch die graue Substanz geleitet, indem nur in dieser ein der Intensität des Reizes entsprechender Kräftevorrath disponibel ist. Wird aber die graue Centralmasse getrennt, so bleibt nur die schon bei einer weit geringeren Reizstärke erreichte Maximalerregung, welche auf der Hauptbahn geleitet werden kann, übrig [1]).

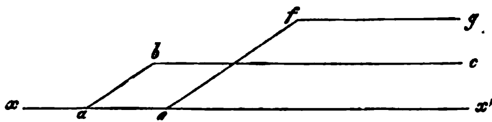


Fig. 49.

4. Leitung im verlängerten Mark.

Mit dem Uebergang des Rückenmarks in das verlängerte Mark nehmen die Schwierigkeiten zu, welche die Verfolgung der Leitungswege findet. Dies hat nicht bloß in der verwickelteren Structur, sondern auch darin seinen Grund, dass die Erfolge, die nach Trennungen des Zusammenhangs eintreten, sich nicht mehr als einfache Unterbrechungen der Leitung, sondern als verwickeltere Störungen äußern. So wird, wenn die Fortsetzungen der motorischen Stränge getrennt werden, bald nur eine Aufhebung des Willenseinflusses sichtbar, während von unwillkürlich erregten Centren aus noch eine Innervation der Muskeln erfolgen kann, bald aber treten Störungen in der Combination der Bewegungen ein, wobei das richtige Maß der letzteren aufgehoben scheint. Störungen der sensibeln Leitung sind schon beim Rückenmark schwieriger zu erkennen, und diese Schwierigkeit vergrößert sich, je näher man dem Gehirn kommt, indem nun bei vollkommener Aufhebung der bewussten Empfindung immer complicirtere Reflexe ausgelöst werden, welche für den objectiven Beobachter von bewussten Reactionen schwer zu unterscheiden sind. Alle diese Veränderungen haben offenbar darin ihre Ursache, dass die leitenden Fasern nun immer häufiger von Ansammlungen grauer Substanz, welche zugleich verschiedene Leitungsbahnen mit einander verbinden, unterbrochen werden. Bei jeder Trennung des Zusammenhangs ist daher der Einfluss, den die

1) Mit der oben gegebenen, schon in der 1. Aufl. dieses Werkes (1874) enthaltenen Erklärung der Analgesie stimmen die Ausführungen FUNKE's (HERMANN's Handbuch der Physiol. III, 2, 1880. S. 297 f.) im wesentlichen überein.

unter ihr unversehrt gebliebenen Centren noch ausüben, in Rechnung zu ziehen.

Verhältnissmäßig am einfachsten gestaltet sich die Beantwortung der Frage, auf welcher Seite im verlängerten Mark und in den Hirnstielen die Leitungsbahnen verlaufen, ob und wo also dieselben noch weitere Kreuzungen, außer den schon im Rückenmark stattgefundenen, erfahren. Pathologische Beobachtungen lehren, dass beim Menschen umfangreiche Gewebszerstörungen innerhalb einer Hemisphäre regelmäßig vollständige motorische und sensible Lähmung auf der entgegengesetzten Körperhälfte bewirken, während auf der nämlichen Seite Bewegung und Empfindung erhalten bleiben. Bei den Vierfüßern ist die Lähmung auf der entgegengesetzten Seite in diesem Fall keine vollständige, während auf der nämlichen Spuren einer solchen zu finden sind. Man hat hieraus geschlossen, dass beim Menschen eine totale, bei den anderen Säugethieren nur eine partielle Kreuzung stattfinde [1]). Aber diese Deutung ist sehr zweifelhaft. Erstens besitzen bei den niederen Säugern die in den Vier- und Sehhügeln gelegenen Centren, deren Fasern auch beim Menschen nur eine partielle Kreuzung erfahren, offenbar eine größere Selbständigkeit [2]). Zweitens hat die Reizung der Fasermassen des Stabkranzes sowie gewisser Centralpunkte in der Großhirnrinde bei allen Säugethieren eine gekreuzte Wirkung [3]). Es scheint demnach die Annahme gerechtfertigt, dass jene Unterschiede nur in dem functionellen Uebergewicht bald der gekreuzten über die ungekreuzten Fasermassen, bald der letzteren über die ersteren ihren Grund haben.

In Bezug auf die Orte, an denen der Faserübertritt geschieht, hat der physiologische Versuch folgendes ergeben. Die Kreuzung beginnt nach Schiff etwa an der Stelle, wo der Centralcanal sich zur Rautengrube eröffnet. Hier treten diejenigen Fasern auf die andere Seite, welche die Bewegung der Wirbelsäule und des Kopfes bewirken; weiter oben, nahe der Brücke, kreuzen sich dann die Bahnen für die Hinterextremitäten; an der Grenze der Brücke sollen die für die Bewegung der Wirbelsäule und des Kopfes bestimmten Fasern wieder eine Rückwärtskreuzung auf die ursprüngliche Seite erfahren, während in gleicher Höhe die Kreuzung für die Muskeln der Vorderextremitäten beginne [4]). Wahrscheinlich vollendet sich die letztere während des Verlaufs durch die Brücke, denn in den Hirnschenkeln von der Grenze des Pons bis ungefähr zur Höhe des grauen Höckers sind nach Afanasieff die motorischen Bahnen für beide

1) Schiff, Lehrbuch der Physiologie I, S. 363.
2) Vgl. Cap. V.
3) Gliky, Eckhard's Beiträge zur Physiologie VIII, S. 183. S. unten Nr. 9.
4) Schiff, Lehrbuch der Physiologie I. S. 320.

Extremitäten gekreuzt; die Fasern für die Rücken- und Halsmuskeln erfahren endlich in der Höhe des grauen Höckers ihre zweite und definitive Kreuzung, so dass von da an eine halbseitige Durchschneidung des Hirnschenkels Lähmung (Hemiplegie) der ganzen Muskulatur auf der entgegengesetzten Körperhälfte verursacht [1]). Die sensorischen Bahnen sollen nach SCHIFF sämmtlich während des Verlaufs durch die Brücke ihre Kreuzung erfahren, da halbseitige Trennung des verlängerten Marks im wesentlichen dieselben Erscheinungen nach sich ziehe, wie halbseitige Durchschneidungen am Rückenmark, während in den Hirnschenkeln die vollständige Kreuzung bereits vollzogen sei [2]).

Die Deutung aller dieser Ergebnisse ist übrigens zweifelhaft. Ein Schluss liesse sich auf dieselben nur gründen, wenn entweder die Voraussetzung, von der man meistens ausging, dass es nur *eine* motorische und sensorische Bahn nach dem Gehirn gebe, richtig wäre, oder wenn man die Sicherheit gewinnen könnte, dass sich die Versuche nur auf *eine* der Leitungen, die für jede peripherische Körperprovinz existiren, beziehen. Auch letzteres ist aber durchaus nicht der Fall. Im Gegentheil ist es wahrscheinlich, dass bald diese, bald jene Faserstränge vorzugsweise durch den operativen Eingriff getroffen wurden.

Noch größer sind die Schwierigkeiten, welche sich einer physiologischen Ermittelung des näheren Verlaufs der einzelnen Bahnen entgegenstellen. Partielle Durchschneidungen scheinen zu lehren, dass die sensorischen Fasern im verlängerten Mark eine seitliche Lage annehmen [3]). Diese Lageänderung ist schon eine beträchtliche Strecke vor Eröffnung der Rautengrube bemerkbar; sie kann also nicht bloß in dem Auseinanderweichen der Markstränge an der Stelle der Rautengrube ihren Grund haben, sondern sie weist darauf hin, dass die hinteren Stränge des verlängerten Marks nicht unmittelbare Fortsetzungen der Hinterstränge des Rückenmarks sind. In der That wird dies durch die *anatomische* Untersuchung bestätigt, indem dieselbe zeigt, dass die strickförmigen Körper aus grauen Massen der medulla oblongata erst ihren Ursprung nehmen, während die Hinterstränge theils aufhören, indem sie in andern grauen Massen ihr Ende finden, theils aber aus ihrer früheren Stelle zur Seite

1) AFANASIEFF, Wiener med. Wochenschrift, 1870, No. 9 u. 10, S. 137 u. 153.

2) SCHIFF a. a. O. S. 304, 321. AFANASIEFF a. a. O. S. 153. Die angeführten Resultate gelten übrigens nur für Säugethiere. Bei Vögeln lässt sich zwar nachweisen, dass ebenfalls die Mehrzahl der Bahnen eine Kreuzung erfährt, wo aber letztere stattfindet, ist nicht ermittelt. Bei niederen Wirbelthieren scheint sogar der rechtläufige Weg vorzuwalten. Nach Wegnahme der einen Hemisphäre beim Frosch sah ich regelmäßig auf der verletzten Seite die Kraft der Bewegung vermindert, dagegen die Reflexerregbarkeit vermehrt, letzteres wegen der in Cap. VI zu besprechenden Hemmung der Reflexe durch den Einfluss der höheren Nervencentren.

3) SCHIFF a. a. O. S. 301.

und in die Tiefe verdrängt werden. Ein Theil dieser aus den Kernen der Hinterstränge hervorgehenden Fasern bildet den ansehnlichsten Antheil der zwischen den beiden Oliven gelegenen Längsfaserzüge und soll, dem Lauf der unten zu erwähnenden Pyramidenfasern sich anschließend, bis zu den Centralwindungen, namentlich der hinteren und dem Lobulus paracentralis, zu verfolgen sein[1]). Ein ähnliches Resultat ergibt die Aufsuchung der motorischen Leitungsbahnen. Diese scheinen nur zum Theil in den Pyramiden, welche die Stelle der früheren Vorderstränge einnehmen, enthalten zu sein, da die Durchschneidung der zur Seite der Pyramiden die Olivenkerne einhüllenden Stränge, der Hülsenstränge, ebenfalls partielle Lähmungen nach sich zieht[2]). Auch hier zeigt die Anatomie den Grund dieses Verhaltens darin, dass die Fortsetzungen des größten Theils der Vorderstränge durch die Pyramiden und durch die Oliven theils zur Seite theils in die Tiefe gedrängt werden. Das Verhalten der Leitungswege im verlängerten Mark ist demnach wesentlich an das Auftreten dieser beiden Gebilde geknüpft.

Die Pyramiden (*p* Fig. 27 S. 58 und Fig. 50 S. 117) bilden ein Fasersystem, welches eine Kreuzung in der Mittellinie des verlängerten Marks erfährt und, wie schon die makroskopische Zergliederung nachweist, nach unten aus einem Theil der Seiten- und Vorderstränge hervorgeht, nach oben in den Fuß des Hirnschenkels sich fortsetzt. Der nähere Verlauf dieses Fasersystems ist durch die bei Zerstörungen seiner Gehirnendigungen in ihm eintretende absteigende Degeneration ziemlich vollständig ermittelt: es stellt die Fortsetzung jener Abzweigung der motorischen Bahn dar, welche im hintern Theil der Seitenstränge und an der innern Grenze der Vorderstränge im Rückenmark ungekreuzt verläuft (Fig. 47 S. 106), um nun an dieser Stelle eine Kreuzung zu erfahren, welche aber nur das Seitenstrang-, nicht das Vorderstrangbündel trifft, so dass nach geschehener Kreuzung jede Pyramide ein größeres Faserbündel enthält, welches der entgegengesetzten, und ein kleineres, welches der gleichen Körperseite entspricht. Die centrale Fortsetzung dieser Bahn erfolgt, wie es scheint, bis zur Großhirnrinde ohne jede Unterbrechung durch graue Substanz. Nachdem sie die Brücke durchsetzt hat (Fig. 27 S. 58), treten ihre Fasern in dem Fuß des Hirnschenkels in den Raum zwischen Linsenkern und Sehhügel, weiter oben zwischen Linsenkern und Schweif des Streifenhügels ein, um von diesen Stellen aus in den Stabkranz überzugehen, in welchem sie vornehmlich diejenigen Fasermassen bilden, welche

1) Flechsig, Neurolog. Centralbl. IX, Nr. 14.
2) Schiff ebend. S. 310.

in der Region der Centralwindungen und ihrer Umgebung endigen [1]) (*VC*, *HC* Fig. 45 S. 86). Ein Theil der auf diese Weise verhältnissmäßig wohl umschriebenen Bahn dient, wie die nach Läsionen der Pyramiden und ihrer Fortsetzung im Hirnschenkel eintretenden Lähmungen beweisen, jedenfalls der Willensleitung. Anscheinend im Widerspruch mit dem ungekreuzten Verlauf des Vorderstrangantheils der Pyramiden ist allerdings die Thatsache, dass halbseitige Gehirnerkrankungen beim Menschen stets eine vollständig gekreuzte Lähmung zur Folge haben, selbst wenn der Erkrankungsherd in der Brücke unmittelbar über der Kreuzungsstelle gelegen ist [2]). Hieraus kann aber offenbar nur gefolgert werden, dass eben die Vorderstrangbahn der Pyramiden wahrscheinlich nicht die Leitung der Willensimpulse, sondern anderer motorischer Erregungen vermittelt [3]).

Die Oliven (Fig. 26 *B* und Fig. 27 S. 57 f.), welche zu beiden Seiten der Pyramiden als Erhabenheiten hervortreten, sowie das großentheils mit den Oliven zusammenhängende, die ganze Oberfläche des verlängerten Marks umgürtende zonale Fasersystem (*g* Fig. 28) scheinen mit dem Auftreten des kleinen Gehirns in Beziehung zu stehen. Von unten sollen die Oliven Fasern aufnehmen, die aus den Hintersträngen des Rückenmarks, zunächst aus den Kernen der keilförmigen Stränge hervorgehen. Anderseits wird aber dieser Zusammenhang, wie überhaupt jede Verbindung der Oliven mit Rückenmarksfasern, auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Daten bestritten [4]). Aus dem gefalteten grauen Kern der Olive entspringen dann zwei Fasersysteme, von denen das eine, in Gestalt

---

1) Charcot, Leçons sur les localisations etc. p. 145 ff. Flechsig, Ueber Systemerkrankungen S. 42 ff. Einige Autoren unterscheiden außer der motorischen eine obere feinbündelige oder sensorische Pyramidenkreuzung (Meynert, Stricker's Gewebelehre, S. 804). Da aber dieser Theil der Hinterstrangbahn, der sich, wie Flechsig gezeigt hat, unabhängig von den Pyramiden entwickelt, sowohl nach unten wie nach oben ganz andere Wege einschlägt, auf denen er durch graue Substanz unterbrochen wird, so muss er völlig von den eigentlichen Pyramiden getrennt werden. Der von Meynert angenommene continuirliche Zusammenhang des Hinterhauptlappens mit den Hintersträngen wird dadurch unhaltbar (Flechsig a. a. O. S. 105).

2) Brown-Séquard, Lectures p. 199. Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten. Berlin 1879, S. 131.

3) Eine Kreuzung der Pyramidenvorderstrangbahn im Rückenmark nahm auf Grund seiner Untersuchung der absteigenden Degeneration Türck an. Nach Flechsig gehören aber diese Kreuzungsfasern ausschließlich zu dem Theil der Vorderstränge, welcher nicht in die Pyramidenbahn übergeht. Was die functionelle Bedeutung des ungekreuzten Antheils der letzteren betrifft, so könnte man annehmen, dieselbe diene der Leitung solcher motorischer Erregungen, welche in Coordination mit den unmittelbar gewollten Bewegungen auf der entgegengesetzten Körperseite einzutreten pflegen. Hierdurch würde vielleicht auch die merkwürdige Beobachtung von Flechsig (a. a. O. S. 48 f.) verständlich, dass der relative Antheil der Vorderstränge an den Pyramidenbahnen großen individuellen Schwankungen unterworfen ist, da sich derartige Mitbewegungen ebenfalls individuell sehr verschieden verhalten.

4) Flechsig, Neurolog. Centralbl. 1885, Nr. 5.

zonaler Fasern den Olivenkern außen bedeckend, in die strickförmigen Körper und deren Fortsetzungen, die Kleinhirnstiele, umbiegt (*c r* Fig. 50), während das zweite, aus dem Innern des Olivenkerns hervortretend, die Mittellinie überschreitet, um sich mit den entsprechenden Fasermassen der anderen Seite zu kreuzen. Weitere Fasern aus den Oliven treten in die zwischen ihnen gelegene Längsfaserschichte und dann innerhalb des Pons in die Schleife des Hirnschenkels (*l* Fig. 50), um sich hier wahrscheinlich mit Fasern zu mischen, die aus den Vordersträngen und dem motorischen Theil der Seitenstränge des Rückenmarks stammen. Ein Theil der Fasern dieser Schleifenschichte tritt in einen höher oben

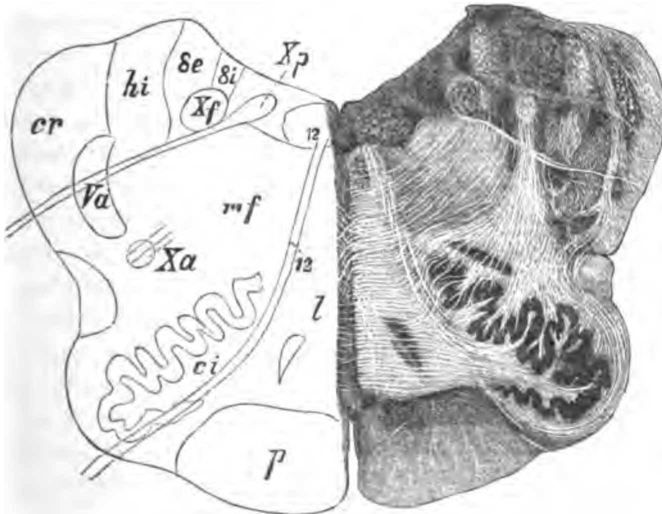


Fig. 50. Querschnitt durch das verl. Mark, 4mal vergr. Nach Wernicke. *p* Pyramide. *ci* Olive. *l* Schleifenschicht mit Fasern aus den Oliven und Vorderstrangbündeln. *mf* motorisches Feld (Vorderstrangbündel, später der Haube sich anschließend). *ci* Hinterstrangreste (ebenfalls in die Haube übergehend). *cr* Strickkörper und Kleinhirnstiel. *12* Kern und Wurzel des Hypoglossus. *Va* aufsteigende Quintuswurzel. *Se* äußerer, *Si* innerer Acusticuskern. *Xf* gemischte Glossopharyngeuswurzel. *Xp* hinterer, *Xa* vorderer Vaguskern.

gelegenen kleineren Ganglienkern, die so genannte obere Olive[1]) ein um von hier aus ebenfalls in die Kleinhirnstiele sich abzuzweigen[2]); ein anderer Theil geht innerhalb der Brücke weiter nach oben, um schließ-

---

1) Sie ist beim Menschen vom unteren Ende der Brücke bedeckt; bei den Säugethieren, welche eine kürzere Brücke besitzen, bildet sie eine Anschwellung unter derselben, das corpus trapezoides.

2) Roller, Archiv f. mikr. Anat. XIX, S. 240 ff. Bechterew, Neurol. Centralbl. 1885, Nr. 5.

lich in den Vierhügeln zu endigen [1]). Hiernach scheint die wesentliche Bedeutung der Oliven darin zu bestehen, dass sie einerseits eine gekreuzte Verbindung des Kleinhirns mit Fasermassen, die nach dem großen Gehirn weitergehen, anderseits vielleicht (durch die Keilstränge) eine ebenfalls gekreuzte Verbindung zwischen den sensorischen Hintersträngen des Rückenmarks und dem Cerebellum vermitteln. Außerdem treten vermittelst der Schleifenschichte und der oberen Oliven motorische Bündel durch den Strickkörper in das Kleinhirn ein, und dazu kommt endlich als ein wesentlicher Grundbestandtheil des Kleinhirnstiels die mit Umgehung der Oliven direct in den Strickkörper tretende und ungekreuzte Kleinhirn-Seitenstrangbahn (Fig. 47 S. 106)[2]).

In Folge der Sammlung eines großen Theils der motorischen Bahnen in den Pyramiden, der sensorischen in den Oliven und in der grauen Substanz der Hinterhörner werden die Leitungswege, welche direct aus dem Rückenmark zu dem großen Gehirn aufsteigen, aus der Lage, die sie im Rückenmark einnehmen, verdrängt. Die motorischen Vorderstränge werden durch die Pyramiden zur Seite und nach hinten geschoben, ein Theil von ihnen bedeckt die Olivenkerne in der Form des so genannten Hülsenstrangs, ein anderer kommt hinter die Pyramiden zu liegen, wo er zu beiden Seiten der Mittellinie eine Schichte verticaler Fasern bildet, die sich bis gegen den grauen Boden des Centralcanals und der Rautengrube erstreckt (*mf* Fig. 50). Im Innern der runden Erhabenheiten sammelt sich ein Theil dieser Vorderstrangfasern zu einem compacten Bündel, dem hinteren Längsbündel, welches noch durch die ganze Brücke hindurch gesondert bleibt und Rückenmarksantheile zu den motorischen Wurzeln mehrerer Hirnnerven sowie zum Kleinhirn abzugeben scheint (*hl* Fig. 53 S. 125)[3]). Von den Seitensträngen wurde bereits angegeben, dass sie zu einem großen Theil in die Pyramiden übergehen. So weit dies nicht der Fall, nehmen sie nach außen von der zur Seite der Raphe befindlichen Schleifenschicht ihre Lage, wo sie durch die mit dem zonalen System zusammenhängenden Querfasern und durch eingestreute Ganglienzellen zerklüftet werden; ihre vordersten Antheile sollen in die äußersten Begrenzungsbündel der Oliven, den äußeren Theil des

---

1) Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 35, 337. Plan des menschlichen Gehirns. Leipzig 1883. S. 29. Eine secundäre Degeneration der einen Olive und der gleichseitigen Hinterstrangbahn bei einem Krankheitsherd im Schleifenantheil des Pons ist von Kahler und Pick beobachtet. (Beiträge zur Pathologie und pathologischen Anatomie des Centralnervensystems. Leipzig 1879, S. 179.)

2) Flechsig, Ueber Systemerkrankungen, S. 30 und Taf. VI, Fig. 1, 2. Plan des menschl. Gehirns, S. 22.

3) Ueber die Bedeutung dieses vielleicht auch Seiten- und Hinterstrangreste führenden Bündels vgl. Forel, Archiv f. Psychiatrie VII, S. 417, 486. Roller, Archiv f. mikr. An. XIX, S. 299 f. Köppen, Tgbl. der Naturf.-Vers. in Heidelb. S. 154.

Hülsenstrangs, übergehen[1]). Von den Hintersträngen, so weit dieselben nicht die Bahn nach dem kleinen Gehirn einschlagen, wendet sich ein Theil nach vorn, um oberhalb der Pyramiden eine Kreuzung in der Medianlinie zu erfahren, er ist theils die Fortsetzung der zarten oder GOLLschen Stränge, theils eine solche der keilförmigen Stränge[2]); der Rest läuft nach außen von den Seitenstrangresten, unmittelbar bedeckt von den Kleinhirnstielen (bei *hi*), nach oben, er ist an der in ihn eingeschlossenen gelatinösen Substanz kenntlich, welche aus den Hinterhörnern des Rückenmarks hierher sich fortsetzt[3]). Abgesehen von diesen Theilen enthält das verlängerte Mark noch die Faserzüge, die von den Wurzeln der hier entspringenden Nerven herrühren, sowie die grauen Ursprungskerne dieser Nerven (*Va*, *Xp* u. s. w. Fig. 50). Wie im Rückenmark, so gehen auch hier die motorischen Wurzeln unmittelbar aus Axenfasern, die sensibeln aus dem Fibrillennetz der grauen Substanz hervor[4]). Aus physiologischen Erfahrungen müssen wir endlich schliessen, dass im verlängerten Mark besondere centrale Leitungen existiren, welche bei den zusammengesetzten reflectorischen und automatischen Erregungen, die hier ihren Sitz haben, wie bei den Herz- und Athembewegungen, in Anspruch genommen werden[5]).

5. Leitungsbahnen des Kleinhirns.

Das Kleinhirn der Säugethiere enthält, wie früher bemerkt, graue Substanz in der Form von Ganglienkernen und als Rindenbeleg der ganzen Oberfläche (S. 61 f.). Ueber die Beziehung der in das Kleinhirn ein- und aus ihm austretenden Fasern zu diesen grauen Massen ist folgendes ermittelt. (Vergl. Fig. 28 S. 59). Die Fasern der strickförmigen Körper verlieren sich, indem sie um den gezahnten Kern, namentlich an seinem vorderen Rand, umbiegen und, ohne, wie es scheint, mit der grauen Substanz desselben in Verbindung zu treten, von seiner oberen Fläche gegen die Rinde ausstrahlen, um in derselben zu endigen. Aus der Rinde gehen sodann transversale Fasern hervor, welche die mehr longitudinalen Ausstrahlungen des Strickkörpers kreuzen, um sich zu den mächtigen Brückenarmen zu sammeln. Aus dem Innern der gezahnten Kerne

---

1) STILLING, Ueber den Hirnknoten, S. 25, dazu Taf. I *d*, *e*. Vgl. auch HENLE, Nervenlehre, S. 186 und Fig. 117.

2) Die sogen. obere (feinbündelige) Pyramidenkreuzung nach MEYNERT. (S. oben S. 115 f. Anm. 3.)

3) STILLING, Ueber den Bau des Hirnknotens. Taf. I *g*, *t*.

4) KÖLLIKER, Anatom. Anzeiger, VI, Nr. 14, 15. HIS, Abh. der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. XVII, S. 35 ff. HELD, Archiv f. Anatomie. 1892, S. 33.

5) Vgl. hierüber Cap. V.

kommen endlich diejenigen Bündel, welche in die Fortsätze des Kleinhirns zum großen übergehen; außerdem besteht jedenfalls eine Verbindung zwischen dem gezahnten Kern und der Kleinhirnrinde, welche mit den Ausstrahlungen der Strickkörper und der Brückenarme die äußeren Theile des Marks einnimmt, während die innersten von den Fortsätzen zum großen Gehirn gebildet werden. Demnach endigen die durch die unteren Kleinhirnstiele aus dem verlängerten Mark zugeleiteten Fasern wahrscheinlich sämmtlich in der Rinde; von der letzteren gehen aber zwei Systeme von Fasern aus: das erste geht direct in die Brückenarme über, das zweite scheint zunächst die Rinde mit dem gezahnten Kern zu verbinden, worauf aus dem letzteren die vertical aufsteigenden Fasern der oberen Kleinhirnstiele oder Bindearme entstehen. Diese treten mit den Fortsetzungen der Rückenmarksstränge nach oben, wobei sie convergiren, so dass sie nach vorn vom oberen Ende der Brücke die Mittellinie erreichen und eine Kreuzung eingehen. Neben dem dergestalt in zwei Abtheilungen zerfallenden System der zu- und abführenden Fasern finden sich dann noch weitere Faserstrahlungen, welche theils entferntere, theils nähere Rindengebiete mit einander verbinden: die ersteren treten zum Theil in dem Wurm von der einen auf die andere Seite.

Ueber den weiteren Verlauf der aus dem kleinen in das große Gehirn überführenden Bahnen ist folgendes bekannt. Die in den Brückenarmen weitergeführte Bahn scheint zunächst im vorderen Theil der Brücke in grauen Massen zu endigen, aus welchen neue vertical aufsteigende Fasern hervorkommen, die theils in die vorderen Hirnganglien, die Linsenkerne und Streifenhügel, theils direct zu den vorderen Theilen der Großhirnrinde verfolgt werden können. Die in den oberen Kleinhirnstielen oder Bindearmen gesammelten Fasern finden in dem rothen Kern der Haube (*hb* Fig. 36 S. 70) ihr nächstes Ende. Von hier aus tritt wahrscheinlich ein kleiner Theil der Fasern in den Sehhügel ein, während der größere in die innere Kapsel des Linsenkerns übergeht und von da im Stabkranz zur Großhirnrinde gelangt, um in den hinter der Centralwindung gelegenen Theilen derselben, namentlich im so genannten Vorzwickel, zu enden [1]). Das den Bindearmen im Anfang ihres Verlaufs sich anschließende obere Marksegel (*vm* Fig. 28 S. 59)

---

1) Forel, Archiv f. Psychiatrie. VII, S. 425. Exstirpation einer Kleinhirnhälfte beim neugeborenen Kaninchen hat, wie von Gudden beobachtete, Schwund des corp. restiforme und der Kleinhirnseitenstrangbahn der gleichen und totale Atrophie der Olive auf der entgegengesetzten Seite zur Folge. Ebenso atrophirt der Bindearm, wogegen weder in den Brückenarmen noch im Großhirn Veränderungen eintreten. (Vortrag auf der Naturforscherversamml. zu Salzburg. Neurol. Centralbl. 1882.)

ergänzt wahrscheinlich die Verbindungen des Kleinhirns mit den Hirnganglien, indem es eine Leitung zu den Vierhügeln herstellt[1]).

Nach diesen Resultaten der anatomischen Untersuchung findet sich in dem Kleinhirn ein sehr verwickelter Zusammenfluss von Leitungsbahnen. Fassen wir die letzteren als eine Zweigleitung auf, die in die directe, unmittelbar durch Medulla oblongata und Pons vermittelte Leitung zwischen Rückenmark und Gehirn eingeschaltet ist, so führt der untere Zweig dieser Seitenbahn theils sensorische Fasern aus dem Hinter- und Seitenstrang (Oliven-Hinterstrangbahn und Kleinhirn-Seitenstrangbahn), die das Rückenmark mit dem Cerebellum verbinden[2]), theils motorische Bündel, die innerhalb der Brücke in die strickförmigen Körper sich abzweigen. Der obere Zweig scheint, vermöge der überwiegenden Masse der Brückenarme, hauptsächlich theils direct mit der Großhirnrinde, theils mit den vorderen Hirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) in Verbindung zu stehen. Daneben vollzieht sich aber durch die Bindearme und das obere Marksegel eine Verbindung mit den hinteren Hirnganglien (Thalamus und Vierhügel). Außerdem führen die Brückenarme directe Leitungen zur Großhirnrinde, welche nach allen Theilen derselben gerichtet zu sein scheinen. Hiernach ist nicht daran zu zweifeln, dass in den grauen Massen des Kleinhirns Fasersysteme von verschiedener functioneller Bedeutung sich begegnen, und dass insbesondere in demselben sensorische mit motorischen Bahnen und beide mit höher gelegenen Centren in Verbindung gesetzt werden.

Das in Fig. 51 gegebene Schema versinnlicht die hauptsächlichsten dieser Verhältnisse. Man erkennt in demselben zunächst, durch dickere Linien ausgezeichnet, die einzige zwischen Rückenmark und Großhirnrinde direct verlaufende Bahn, die Pyramidenbahn mit ihrem gekreuzten Seiten- und ungekreuzten Vorderstrangantheil (p_1, p_2, p). Die übrigen motorischen Bahnen, die aus den Vordersträngen stammen, werden durch graue Massen unterbrochen, über die hinaus sie nur unsicher noch weiterverfolgt werden können (v v'). Ebenso verhält es sich zum Theil mit der sensorischen Hinterstrangbahn der GOLL'schen Stränge (g g'), welche über der von ihnen gebildeten oberen Pyramidenkreuzung (k_2) theils sich in den grauen Massen der Brücke verlieren, theils Faserzüge entsenden, die, der Pyramidenbahn sich anschließend, nach den Centralwindungen verlaufen (g_1). Eine weitere sensorische Bahn bildet sodann die Hinterstrang-Brückenbahn (c c'), von der möglicher Weise ein Theil durch die

---

1) Demnach führen die Bindearme den ihnen noch häufig beigelegten Namen »processus ad corpp. quadrigemina« mit Unrecht.

2) Dass die Verbindung der Oliven mit den Hintersträngen bestritten wird, ist übrigens oben (S. 116) bemerkt worden.

Oliven zu der Oliven-Kleinhirnbahn (f) sich abzweigt. Von ihr unterscheidet sich die ungekreuzte directe Kleinhirn-Seitenstrangbahn (cs) durch ihre Endigung in der Rinde des Kleinhirns, namentlich des Wurmes. Von den weiter nach oben tretenden Bahnen sind die aus dem Kleinhirnkern hervorgehenden Bindearme theils in die vorderen Hirnganglien, theils zur Großhirnrinde zu verfolgen (e'); auf der anderen Seite stehen sie sowohl mit der Kleinhirnrinde (r), wie mit der Olive der entgegengesetzten Seite, durch diese aber mit den grauen Massen der Brücke und vielleicht mit den Hintersträngen des Rückenmarks in Verbindung. Die aus der Kleinhirnrinde zum Großhirn übertretenden Fasern der durch breite Linien angedeuteten Brückenarme (bb') treten zunächst in die grauen Kerne der Brücke und stehen durch diese mit den Hirnganglien, in größtem Umfange aber mit der Großhirnrinde, besonders dem Stirntheil derselben, im Zusammenhang. Von den in Fig. 51 dargestellten centralen Leitungsbahnen endigt somit die Pyramidenbahn (p) samt ihrem sensorischen Antheil (g_1) ausschließlich, die Kleinhirn-Brückenbahn (b') wenigstens vorzugsweise in der Großhirnrinde; die Bahn der Bindearme des kleinen Gehirns (e') theilt sich zwischen Hirnganglien und Großhirnrinde, und die weiteren indirecten Fortsetzungen der Vorder-, Seiten- und Hinterstränge aus der Brücke (v' s') begeben sich endlich allein zu den Hirnganglien.

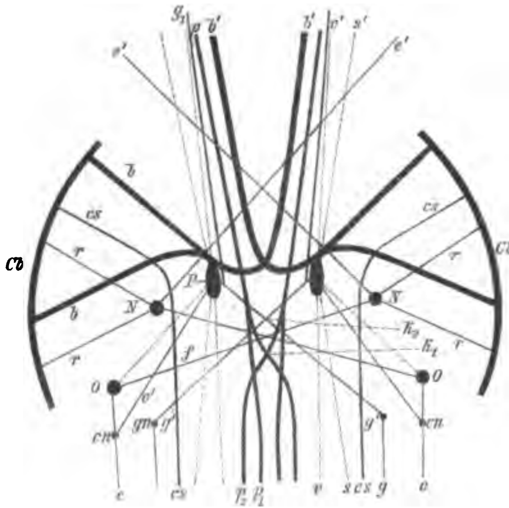


Fig. 51. Schema der Leitungsbahnen durch Brücke und Kleinhirn. Cb Rinde des Kleinhirns. N gezahnter Kern desselben. P graue Massen des Pons. O Olive. gn Kerne der GOLL'schen Stränge. cn Kerne der keilförmigen Stränge. p_1 Pyramidenvorderstrang (ungekreuzt). p_2 Pyramidenseitenstrang (gekreuzt). vv' Vorderstrangreste. ss' Seitenstrangreste. g GOLL'sche Stränge. c keilförmige Stränge. g', c' centrale Fortsetzungen derselben. g_1 Hinterstrangantheil der Pyramidenbahn. f Leitung von den Oliven zum Kleinhirnkern. cs directe Kleinhirn-Seitenstrangbahn. r Leitung vom Kleinhirnkern zur Kleinhirnrinde. bb' Bahn der Brückenarme. e' Bahn der Bindearme. k_1 untere Pyramidenkreuzung. k_2 sogen. obere Pyramidenkreuzung.

Der aus den Verhältnissen der zu- und abführenden Leitungsbahnen zu ziehende Schluss, dass im Kleinhirn Leitungen von verschiedener

functioneller Bedeutung mit einander in Verbindung gesetzt werden, findet eine Stütze in der eigenthümlichen Structur der Kleinhirnrinde (Fig. 52). Die letztere besteht in ihrem äußeren Theil aus einer feinkörnigen Molekularschicht mit zahlreichen, meist longitudinal gerichteten kleinen Ganglienzellen (*1 a*), welche von zahlreichen Fibrillen umsponnen sind. An der inneren Grenze dieser Molekularschicht werden die Fasern dichter und nehmen ebenso wie die Zellen eine transversale Richtung an (*1 b*). Unter dieser helleren Schichte findet sich eine durch ihre dunkle Färbung ausgezeichnete, großentheils aus größeren und kleineren Nervenzellen bestehende Lage, die Körnerschichte (*3*), deren Zellen zahlreiche (in der Figur nicht dargestellte) Fortsätze nach allen Richtungen entsenden. Durch einen hellen Saum, der aus kleinen Querfibrillen mit nur wenigen eingestreuten Körnern besteht, die Markleiste (*m*), wird diese Schichte von dem Kleinhirnmark geschieden. An der Grenze zwischen der Körnerschichte und dem innern Theil der Molekularschichte liegt eine Reihe durch ihre Größe und die eigenthümliche Gestaltung ihrer Fortsätze ausgezeichneter Nervenzellen, die Purkinje-schen Zellen (*2*). Die Protoplasmafortsätze derselben sind ungewöhnlich breit und senden eine große Zahl von Ausläufern in horizontaler Richtung sowie gegen die Oberfläche des Organs. Der Axenfortsatz ist nach innen gekehrt und verzweigt sich in Fibrillen, die gegen das Mark (*m*) hin verlaufen. Der Körper der Purkinje-schen Zellen wird von dem Fibrillensystem der übrigen Nervenzellen umflochten. Ebenso scheinen die Ausläufer aller dieser verschiedenen Zellen in ähnlicher Weise wie überall in der Punktsubstanz der Centralorgane in innigen Contact zu treten, ohne aber jemals zu anastomosiren[1]). Sollte

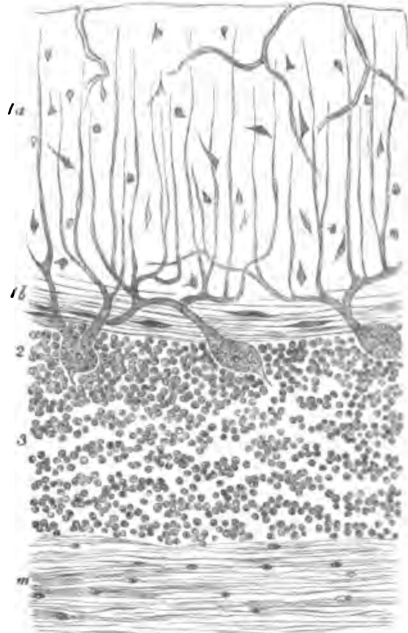


Fig. 52. Querschnitt aus der Rinde des menschlichen Kleinhirns, nach Meynert. *1a* äußerer longitudinal gefaserter Theil der Molekularschichte. *1b* innerer horizontal gefaserter Theil derselben. *2* Schichte der Purkinje'schen Zellen. *3* Körnerschichte. *m* Markleiste.

---

1 Ramón y Cajal, Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. VI. S. 158 ff. VII. S. 12 ff. Kölliker, Ztschr. f. wiss. Zool. XLIX, S. 663 ff.

die Kleinhirnrinde der Verbindung von Fasern verschiedener Function dienen, wie das Verhältniss der zu- und abführenden Bahnen dies wahrscheinlich macht, so liegt es nahe, vor allem in den PURKINJE'schen Zellen solche Verbindungsorgane zu vermuthen. Es würde dann nach Analogie mit den großen Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks anzunehmen sein, dass die Protoplasmafortsätze die in den Kleinhirnstielen zugeführten sensorischen Erregungen aufnehmen, während aus den Axenfortsätzen die Leitungsbahnen sich sammeln, die in den Brückenarmen zum Großhirn führen.

6. Leitungssysteme der Hirnschenkel und Hirnganglien.

Mit den in den mittleren und oberen Kleinhirnstielen das kleine mit dem großen Gehirn verbindenden Fasern treffen die direct nach oben laufenden Fortsetzungen der Rückenmarksstränge in der Hirnbrücke zusammen. Diese ist keine Quercommissur zwischen den beiden Kleinhirnhälften, was sie nach dem äußern Anblick zu sein scheint; die wirklichen Commissurenfasern bleiben vielmehr innerhalb des Kleinhirnmarks, indem sie, wie wir oben gesehen, durch den Wurm hindurchtreten. Eine wichtige Bedeutung der Brücke besteht aber wohl darin, dass die aus dem kleinen Gehirn ihr zugeleiteten Fasern in ihre grauen Massen eintreten, worauf aus diesen neue vertical aufsteigende Fasern hervorgehen, welche sich dem Hirnschenkel beigesellen. Die in der Mittellinie (bei *R* Fig. 53) von der einen zur andern Seite herübertretenden Fasern sind wahrscheinlich der Hauptmasse nach Kreuzungsfasern, welche theils den directen Fortsetzungen der Rückenmarksstränge durch die Brücke, theils den Brückenarmen des Kleinhirns angehören; denn was die ersteren betrifft, so haben uns physiologische Thatsachen belehrt, dass ein großer Theil der Bahnen in der Brücke auf die entgegengesetzte Seite tritt (S. 113); die Kreuzung der Brückenarme aber wird durch pathologische Beobachtungen wahrscheinlich, welche eine functionelle Verbindung je einer Kleinhirnhälfte mit der entgegengesetzten Großhirnhemisphäre annehmen lassen: Atrophie eines Großhirnlappens pflegt nämlich von einem Schwund der ungleichseitigen Kleinhirnhälfte begleitet oder gefolgt zu sein [1]. Wie die Fasern der Brückenarme wahrscheinlich alle in Internodien grauer Substanz eintreten, bevor sie in die verticale Bahn umbiegen, so sind auch in die unmittelbar aufsteigenden oberen Kleinhirnstiele (*b a* Fig. 53) kleinere graue Kerne eingestreut, bis jene endlich nach eingetretener Kreuzung

---

1) MEYNERT a. a. O. S. 759.

in den im oberen Theil des Hirnschenkels gelegenen rothen Kernen ihr Ende finden. Auf diese Weise, durch Sammlung der von unten aufsteigenden Rückenmarksstränge sowie der seitlich und von oben herantretenden Fortsätze aus dem kleinen Gehirn, constituirt sich innerhalb der Brücke jener ganze Faserzug, welcher die tiefer gelegenen Nervencentren mit den Gebilden des Großhirns verbindet, der Hirnschenkel. Nebenbei ist aber die Brücke noch durchsetzt von den Wurzelbündeln einiger höher oben entspringender Hirnnerven, deren Ursprungskerne theils auf dem grauen Boden des obersten Theils der Rautengrube, theils in der Nähe der den Centralcanal fortsetzenden Sylvischen Wasserleitung gelegen sind [1].

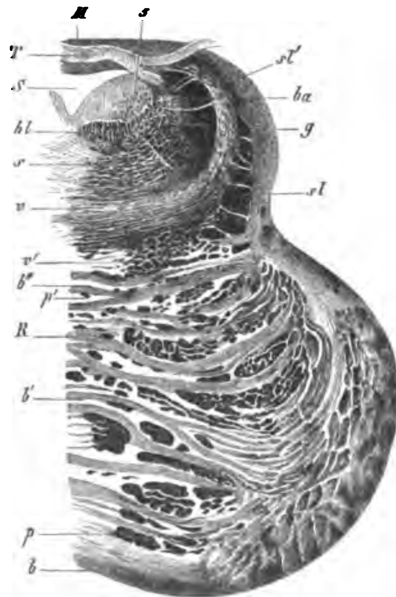


Fig. 53. Querschnitt durch die menschliche Brücke in der Höhe der Trochleariswurzel, nach Stilling. *M* Oberes Marksegel. *T* Trochleariswurzel. *S* Sylvische Wasserleitung. *5* Ursprungszellen des fünften Hirnnerven in dem grauen Boden der Wasserleitung. *hl*, *v*, *v'*, *sl* Fortsetzungen der Vorderstränge. *hl* hinteres Längsbündel. *v* mittlere Vorderstrangsreste zu beiden Seiten der Raphe. *v'* Vordere an die Schleife grenzende Vorderstrangsreste. *sl* Schleife, Fortsetzung der die Oliven umgebenden Vorderstrangabtheilungen (Hülsenstränge). *sl'* Uebergang der Schleifenfasern in das Dach der Sylvischen Wasserleitung. *s* Seitenstrangreste und netzförmig durchbrochene Substanz. *g* gelatinöse Substanz und Fortsetzungen der Hinterstränge. *ba* obere Kleinhirnstiele (Bindearme). *R* Raphe. *b* oberflächliche, *b'* mittlere und *b''* tiefe Querfasern der Brücke. *p* bis *p'* Fortsetzungen der Pyramidenstränge, vermischt mit grauer Substanz und den aus der letzteren hervorgehenden und aufsteigenden Fortsetzungen der Brückenarme oder mittleren Kleinhirnstiele.

In Folge seiner Zerklüftung durch graue Substanz und durch die Querfasern der Brückenarme zerfällt der Hirnschenkel in jene zwei Abtheilungen, die schon die gröbere Zerlegung des Gehirns unterscheidet: den Fuß und die Haube, von welcher letzteren als eine nach der Richtung ihres Verlaufs ihr zugehörige, im übrigen aber deutlich geschiedene Abtheilung die Schleife sich sondert. Zwar stellt keine dieser Abtheilungen eine vollständige functionelle Einheit dar; vielmehr sind in ihnen sehr verschiedenartige Leitungsbahnen

1) Diese Nerven, deren Ursprungsgebiet der Brücke angehört, sind Facialis, Abducens und mittlere Wurzel des Quintus. Der Trochlearis entspringt mit dem Oculomotorius erst nach vorn von der Brücke, seine Fasern wenden sich aber nach rückwärts und durchkreuzen in der Höhe der Brücke das Dach der Sylvischen Wasserleitung (Fig. 53 *T*).

zusammengefasst; immerhin scheint dieser Zweitheilung des Hirnschenkels eine erste, freilich noch rohe Sonderung der zahlreichen Leitungssysteme, welche der Hirnschenkel in sich fasst, zu entsprechen. So wird der untere Theil oder Fuß (*p*—*p'* Fig. 53) vorwiegend durch die Fortsetzungen der Pyramiden, der Vorderstrangreste und der Brückenarme gebildet. Der äußerste Theil desselben führt jene Fortsetzung aus den GOLL'schen Strängen, welche sich im verlängerten Mark nach vorn wendet, um sich oberhalb der eigentlichen Pyramidenkreuzung in der Mittellinie zu kreuzen (k_2 Fig. 51). Die substantia nigra SÖMMERING's ist ein Ganglienkern, der, den Leitungsbahnen des Fußes zugehörend, den Fuß von der Haube trennt. Der darüber gelegene Theil, die Haube (*v'*—*hl*) des Hirnschenkels, wird zunächst durch die Seiten-, Hinterstrang- und einen Theil der Vorderstrangreste gebildet, wozu sich im weiteren Verlauf, von den in den Haubenquerschnitt eingelagerten rothen Kernen an, noch die oberen Kleinhirnstiele hinzugesellen (Fig. 50 *mf*, *hi*, *cr*). Die eine besondere Abtheilung der Haube bildende Schleife endlich (*sl*—*sl'* Fig. 53) führt ebenfalls theils Fasern aus den Hintersträngen, theils aus den Vordersträngen und dem Cerebellum. Diesen Ursprungsverhältnissen gemäß ist der Fuß derjenige Theil des Hirnschenkels, welcher, insoweit er direct aus dem Rückenmark stammt, seiner überwiegenden Masse nach motorische Bahnen führt; die Haube und Schleife sind gemischten und, wie es scheint, vorwiegend sensorischen Ursprungs. Ueberall treten aber zu diesen directen Fortsetzungen der Rückenmarkssysteme die Leitungen aus dem Kleinhirn hinzu, welche offenbar keiner jener beiden Hauptrichtungen der Leitung, sondern der Classe der intracentralen Bahnen zugerechnet werden müssen. Hauptsächlich der Hinzutritt der letzteren bedingt eine so verwickelte Verflechtung der Fasersysteme des Hirnschenkels, dass die weitere Verfolgung derselben zu den Hirnganglien und in das Mark des Stabkranzes eine äußerst schwierige Aufgabe wird. Wir wollen, indem wir die einigermaßen sichergestellten Thatsachen zusammenfassen, hierbei soviel als möglich diejenige Ordnung einhalten, in welcher die Theile des Hirnschenkels von unten nach oben ihr centrales Ende finden.

Beginnen wir demnach die weitere Verfolgung der Leitungswege mit dem obersten Theil des Hirnschenkels, mit der Schleife oder Schleifenschicht der Haube (*sl* Fig. 53). Sie trennt sich in der Höhe der Vierhügel wieder in zwei Abtheilungen, in die untere Schleife, welche unmittelbar in die auf ihr ruhenden Vierhügel, namentlich in das vordere Vierhügelpaar, übergeht (Fig. 54), und in die obere Schleife, welche nach den höher oben gelegenen Hirngebieten weiterzieht. Ein

Theil der Schleifenfasern endigt in den grauen Kernen der Vierhügel, anderseits kommen aus den letzteren neue Fasern hervor, die nach der Mittellinie verlaufen, im Dach der Sylvischen Wasserleitung sich kreuzen und dann in den Marküberzug des entgegengesetzten Hügels ausstrahlen, aus welchem sie direct in den zum Sehhügel reichenden Vierhügelarm übergehen (Fig. 28 S. 59). Aus den Vierhügelarmen treten die Fasern in die beiden Kniehöcker, den äußeren und inneren über. Aus den grauen Kernen der Kniehöcker, namentlich der äußern, kommen dann Fasern hervor, die sich zum Sehnerven sammeln (Fig. 54). Demnach nehmen die Sehnervenfasern ihren nächsten Ursprung theils aus den grauen Kernen der Vierhügel, insbesondere des vorderen Paares, theils aus

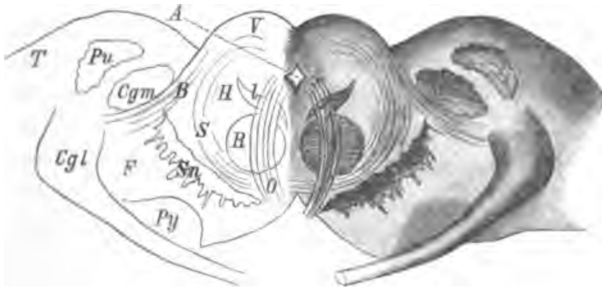


Fig. 54. Senkrechter Schnitt durch den Hirnstamm in der oberen Vierhügelgegend mit dem Ursprung des Sehnerven; zum Theil nach Edinger. *A* Aquaeductus. *B* Arm des Vierhügels. *V* vorderer Vierhügel. *T* Thalamus. *Pu* Pulvinar. *H* Haube. *F* Fuß des Hirnschenkels. *S* Schleife. *Cgm* Corpus geniculatatum mediale. *Cgl* Corp. gen. laterale. *R* rother Kern. *Sn* Substantia nigra. *Py* Pyramis. *l* hinteres Längsbündel. *O* Nervus oculomotorius.

den Kernen der Kniehöcker, namentlich des äußern. In dem Chiasma der Sehnerven erfahren die Opticusfasern eine totale oder partielle Kreuzung, während zugleich auf der Gehirnseite des Chiasmas einige Faserbündel commissurenartig die Sehnervencentren beider Seiten zu verbinden scheinen. Nach dem Ergebniss physiologischer Versuche bei Thieren ist die Kreuzung dann eine totale, wenn die Gesichtsfelder beider Augen vollständig von einander getrennt sind; im entgegengesetzten Fall ist sie eine partielle, und zwar nähert sich das Verhältniss der gekreuzten und ungekreuzten Fasern um so mehr der Halbirung, je größer das gemeinsame Gesichtsfeld ist. Bei Thieren mit vollständig getrennten Gesichtsfeldern hat daher die Zerstörung eines vorderen Vierhügels entweder völlige oder fast völlige Erblindung des Auges der entgegengesetzten Seite zur Folge, und der Verlust eines Auges zieht nach längerer Zeit Atrophie des gegenüberliegenden vorderen Vierhügels sowie des zu ihm gehörigen tractus opticus vom Chiasma an nach sich. Beim Menschen und bei allen

Thieren, bei denen ein gemeinsames Gesichtsfeld für beide Augen existirt. vertheilt sich dagegen die Atrophie auf beide Sehnerven und Sehstreifen, indem die auf der Schläfenseite der Retina sich ausbreitenden Fasern ungekreuzt, die auf der Nasenseite gelegenen gekreuzt verlaufen [1]). Auch die pathologische Beobachtung beim Menschen scheint diese Art der Kreuzung zu bestätigen, indem sie zeigt, dass bei partieller Erblindung beider Netzhäute aus centralen Ursachen in der Regel die Außenhälfte der einen und die Innenhälfte der andern Retina zusammen ergriffen sind [2]). Nur die zwischen dem Sehnerveneintritt und der nach außen von ihm gelegenen Centralgrube der Netzhaut (der Stelle des deutlichsten Sehens) befindliche Netzhautstrecke scheint von Fasern beider Sehnerven versorgt zu werden. Die Fig. 55 veranschaulicht dieses Verhältniss [3]).

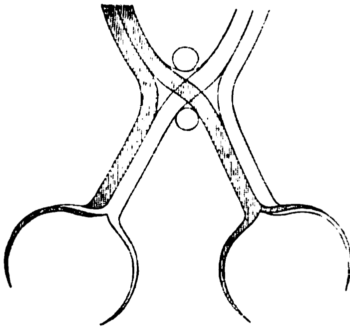


Fig. 55. Schema der Sehnervenkreuzung im Chiasma des Menschen. Beide Sehnerven mit ihren Netzhautausbreitungen von oben gesehen.) Der tractus opticus der rechten Seite ist schraffirt, derjenige der linken ist weiß gelassen.

Wie der Sehnerv, so stehen auch die Ursprungsfasern der beiden vorderen Augenmuskelnerven mit den grauen Kernen der Vierhügel in naher Verbindung. Die von den Vierhügeln bedeckte Sylvische Wasserleitung (*S* Fig. 53) ist nämlich von grauer Substanz umgeben, in deren Gebiet, nach unten von der Lichtung, Nervenkerne liegen, aus welchen die Wurzeln des Oculomotorius und Trochlearis hervorkommen [4]). Die aus diesen Kernen centralwärts verlaufenden Faserbündel stehen mit den

1) Gudden, Arch. f. Ophthalmologie XX, 2. S. 249, XXI, 3. S. 199, XXV, 1. S. 1. Ganser, Arch. f. Psychiatrie XIII, S. 1 ff. Richter, Arch. f. Psych. XX, S. 504. Im Sehtractus scheinen in der Regel die gekreuzten sowie die ungekreuzten Fasern in getrennten Bündeln zu verlaufen, indem die ersteren nach außen, die letzteren im Innern desselben liegen. Vgl. Delbrück, Archiv f. Psychiatrie XXI, S. 746. Ganser, a. a. O. S. 17.

2) Vgl. unten Nr. 9.

3) Beim Menschen setzt Mauthner das Stärkeverhältniss des gekreuzten zum ungekreuzten Bündel = 3 : 2. (Mauthner, Gehirn und Auge. I. Wiesbaden 1880. S. 427.) In der Thierreihe scheint der Antheil der Kreuzungsfasern im gleichen Maße zuzunehmen, als das gemeinsame Gesichtsfeld an Umfang abnimmt.

4) Die Wurzelfasern des Trochlearis treten nach oben und kreuzen sich vollständig vor dem unteren Vierhügelpaar im Dach des aquaeductus Sylvii (*T* Fig. 53); die Fasern des Oculomotorius laufen die Haube durchsetzend nach unten, um an der innern Seite des Hirnschenkelfußes an der Oberfläche zu erscheinen (*III* Fig. 27). Sie kreuzen sich partiell, die des Abducens, dessen Kern im Knie des nerv. facialis liegt, gar nicht. (v. Gudden, Neurolog. Centralblatt. 1882.) Die Centren für Accommodation und Irisbewegung scheinen im vordern, die für die Heber des Auges im hinteren seitlichen Theil des Oculomotoriuskernes zu liegen; ebenso entspricht dem Heber des Augenlides ein besonderes Centrum. (Siemerling, Archiv f. Psychiatrie, XXII, Suppl.)

Ganglienkernen des hinteren Vierhügelpaares in Verbindung, ebenso die Fasern, welche die Accommodation für die Nähe und die Verengerung der Pupillen bewirken[1]). Die Erscheinungen bei local beschränkter mechanischer oder elektrischer Reizung der Vierhügel lassen getrennte Functionscentren für die verschiedenen Augenmuskeln vermuthen, wobei die Centren der synergisch thätigen Muskeln auch räumlich einander genähert sind. Wahrscheinlich findet eine annähernd gleichförmige Vertheilung gekreuzter und ungekreuzter Fasern in beiden Vierhügeln statt; die Oculomotoriusfasern zum Rectus superior und Obliquus inferior, welche bei der Aufwärtswendung des Auges wirksam sind, scheinen nahe dem vorderen Ende, die Fasern zum Rectus inferior und die Trochlearisfasern zum Obliquus superior dagegen, welche die Abwärtswendung bewerkstelligen, weiter hinten ihre Centra zu besitzen[2]). Von allen diesen Centren müssen dann außerdem Centralfasern zu den verschiedenen Regionen des Pupillarcentrums angenommen werden, um die begleitenden Bewegungen der Iris zu erklären. Neben den Fasern, die von den nahe gelegenen Kernen der Augenmuskelnerven den Vierhügeln zufließen, empfangen letztere endlich in der Schleife noch eine Abzweigung der sensorischen Bahn und eine solche aus der motorischen Bahn des Rückenmarks, daher man nach Zerstörungen der Hinter- wie der Vorderhörner des Rückenmarks auf der der Empfindungs- oder Bewegungslähmung entgegengesetzten Hirnseite secundäre Atrophie der unteren Schleife sowie des hinteren Vierhügels beobachtet. Auch Versuche an Thieren bestätigen dieses Ergebniss[3]). Nach Exstirpationsversuchen und pathologischen Beobachtungen scheinen diese Rückenmarksantheile der Schleife in dem hinteren Hügelpaar ihr nächstes Ende zu finden. Die Thatsache, dass bei Thieren, deren Augen durch das Leben im Dunkeln verkümmert sind, wie beim Maulwurf, nur das vordere Hügelpaar atrophisch gefunden wird, steht mit dieser Vertheilung der Leitungsbahnen in Uebereinstimmung[4]).

Die hauptsächlichsten den Vierhügeln von der peripherischen Seite zugeführten Leitungsbahnen sind demnach: erstens centrale Bahnen motorischer Nervenkerne, sie sind theils diejenigen Bündel der Schleife, durch welche sich ein Antheil der motorischen Rückenmarksstränge in die Vierhügel abzweigt, theils die den letzteren zugeführten Centralfasern der Augenmuskelnerven; zweitens sensorische Nervenbahnen, sie gehören

---

1) Doch liegt, wie von Gudden aus Exstirpationsversuchen schließt, das Pupillencentrum vor dem oberen Vierhügel; die Verbindung ist ebenfalls eine gekreuzte. Neurol. Centralbl. 1882.

2) Vgl. Schiff, Physiologie I, S. 358. Adamük, Med. Centralblatt 1870, No. 5.

3) Ferrier, Functionen des Gehirns, S. 82 f. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 216. Rossolimo, Arch. f. Psychiatrie XXI, S. 897.

4) Ganser, Morphol. Jahrb. VII, S. 591.

theils dem Sehnerven, theils Fortsetzungen der Hinterstränge des Rückenmarks an. Mit einem Theil dieser ihrer peripherischen Wurzeln sind die Vierhügel in gekreuzter Richtung verbunden. Auf der andern Seite entspringen dann aus ihren Ganglienkernen centralwärts gerichtete Faserbündel, welche, neben den an Zahl geringeren zum tractus opticus gehenden Fasern, die Hauptmasse der Vierhügelarme bilden. Diese Faserbündel sind, wie die Vierhügelarme selbst, nach vorn und außen gegen die Sehhügel gerichtet. Sie treten in die Basis der Sehhügel ein, von wo ein Theil in die grauen Kerne des Thalamus selbst ausstrahlt, ein anderer, vorzugsweise dem vordersten Theil der Vierhügel entstammender, zum Linsenkern sich begibt; die überwiegende Menge der Fasern tritt jedoch unter den Sehhügeln hindurch, um sich direct dem Stabkranz beizugesellen, und zwar derjenigen Abtheilung desselben, welche sich in die Hinterhauptslappen begibt[1].

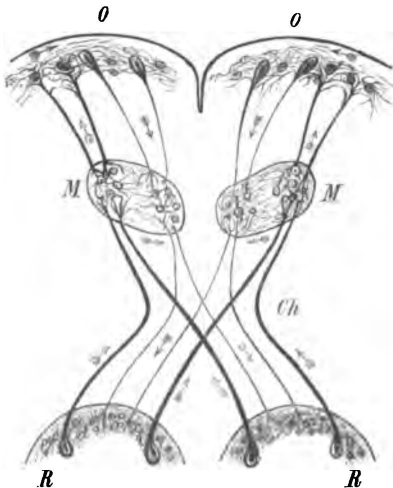


Fig. 56. Hypothetisches Schema der optischen Leitungsbahnen. *OO* Rindencentrum. *MM* Mittelhirncentrum. *Ch* Chiasma. *RR* Retina-Endigungen. ↑ centripetale, ↓ centrifugale Bahnen. → Collaterale Verbindungsbahnen.

Unter den hier geschilderten sensorischen Bahnen ist namentlich für diejenige der Sehnervenfasern eine doppelte Leitungsrichtung nach der Endigungsweise in verschiedenen Zellenformen wahrscheinlich: eine centripetale und eine centrifugale. Die erstere, bestehend aus den dickeren Fasern des Opticus, beginnt in den Axenfortsätzen der großen Ganglienzellen der Retina (Fig. 56 *RR*) und findet in der Punktsubstanz und den kleinen Ganglienzellen des äußeren Kniehöckers und des vorderen Vierhügels (*MM*) ihr nächstes Ende, worauf dann von hier aus Fasern, die mit den unten zu beschreibenden Fortsetzungen der Haube durch die innere Kapsel des Linsenkerns treten, in dem Stabkranz zu den kleineren Ganglienzellen der Rinde des Occipitalhirns (*OO*) sich fortsetzen. Die centrifugal gerichtete Bahn besteht aus den feineren Fasern des Opticus; sie beginnt mit den Axenfortsätzen der großen Nervenzellen des Occipitalhirns, erstreckt sich dann im Stabkranz, ebenfalls durch die innere Kapsel

---

1) Abgesehen von den mikroskopischen Beobachtungen (vgl. Wernicke, Lehrb. der Gehirnkrankheiten I, S. 69 ff. Edinger, Zehn Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Leipzig 1885. S. 58 ff. 3. Aufl. 1892 S. 87 ff.), weisen auf diese Verbindung mit dem Occipitalhirn die unten (No. 9) zu besprechenden physiologischen und pathologischen Ergebnisse über die letzte Endigung der Sehnervenbahnen hin.

tretend, zu der grauen Substanz des vorderen Vierhügels, von hier aus in den Sehnerven, um schließlich in den kleinen Ganglienzellen der sog. Körnerschicht der Retina zu endigen[1]). In den Mittelhirncentren beider Bahnen (corp. genic. ant. und Vierhügel) wird wahrscheinlich zugleich eine Verbindung beider Retinen mit einander vermittelt[2]).

Ohne Zweifel entspricht die Endigungsweise des Hörnerven der des Sehnerven, indem auch für ihn, außer der nächsten Endigung in einem Nervenkern noch eine centralere Ganglienendigung existirt, in welcher die Acusticusfasern mit andern sensorischen und motorischen Nervenbahnen, sowie mit Leitungen zum Kleinhirn in Verbindung stehen. Der in der Rautengrube gelegene Kern des Hörnerven besteht aus drei von einander gesonderten Massen grauer Substanz, einer vorderen, seitlichen und hinteren, aus denen gesonderte Wurzelbündel entspringen. Aus den Ursprungsverhältnissen im vorderen dieser Kerne, aus welchem der Nerv zur Schnecke des Gehörlabyrinthes hervorgeht, schließt man, dass auch hier, analog wie im Opticus, neben der centripetalen eine centrifugale Bahn existirt[3]). Als ein centraleres Acusticusganglion des Menschen betrachtet man einen dem Tuberculum acusticum niederer Wirbelthiere entsprechenden Ganglienkern, dicht bei der Flocke, neben und nach außen von den Kleinhirnschenkeln[4]). Außerdem setzen die auf dem Boden der Rautengrube gelegenen Striae acusticae (*g* Fig. 28 S. 59), namentlich aus dem seitlichen und hinteren Acusticuskern hervortretend und in der Mittellinie sich kreuzend, das System der Hörnervenfasern theils mit der grauen Substanz des Rückenmarks, besonders der Hinterstränge, theils mit den grauen Kernen der Olive und durch diese mit dem Kleinhirn in Verbindung[5]).

Die der Haube des Hirnschenkels nach Abzug der Schleifenschicht zugehörigen Markbündel erstrecken sich unter den Vierhügeln nach vorn. Sie bilden den Boden der Sehhügel (vgl. Fig. 36 S. 70) und mischen sich an der Stelle des rothen Kerns (*hb*) mit den in letzteren eintretenden Fasern des Bindearms, deren muthmaßlicher Verlauf schon früher (S. 120) besprochen wurde, zu einem dichten Fasergeflecht, durch welches sowie durch die hier stattfindende Kreuzung der Bindearme und durch die hinzutretenden Fasern der oberen Schleifenschicht diese ganze als Regio subthalamica bezeichnete Gegend eine sehr verwickelte Beschaffenheit annimmt. Die bedeutende Abnahme der Längsfaserzüge oberhalb des rothen Kerns lässt schließen, dass ein Theil der Haubenbündel im Sehhügel sein Ende findet, und die Richtung der in den Sehhügel von seinem Boden her ausstrahlenden Fasern unterstützt diese Vermuthung, während freilich schon der Umstand, dass die Masse der Haube bei verschiedenen Thieren

1) Vergl. hierzu die Structur der Retina Cap. VII, 4.

2) v. Monakow, Arch. f. Psychiatrie XX, S. 714. Ramón y Cajal, Rivista di Cienc. Med. de Barcelona No. 22, 23. 1891.

3) Held, Archiv f. Anatomie. 1892. S. 35.

4) Forel, Neurol. Centralbl. 1885. No. 5 und 9.

5) Bechterew, Neurolog. Centralbl. 1887. S. 194. v. Monakow, ebend. S. 201. Edinger, Anat. Anz. 1887. S. 145.

keineswegs gleichen Schritt hält mit der Entwicklung des Thalamus, auf weitere Leitungswege hinweist[1]). In der That sind solche in der Form von Fasermassen nachzuweisen, welche, aus dem rothen Kern hervorgehend, nach außen und oben vom Sehhügel in die innere Kapsel eintreten und von hier in die Großhirnhemisphären ausstrahlen. Außerdem dringt ein ansehnlicher Theil der im rothen Kern entspringenden Fasern in die beiden vorderen Hirnganglien, Linsenkern und Streifenhügel, um in den grauen Massen derselben ihr Ende zu finden. Wir können daher drei Abtheilungen, eine Sehhügelbahn, eine directe Großhirnrindenbahn und eine Vorderhirnganglienbahn der Haube unterscheiden.

Die in den Sehhügel eintretenden Fasern verlaufen theils rechtläufig, theils gekreuzt. Die Kreuzungsfasern bilden, nach innen vom rothen Kern gelagert, die hintere Commissur (*cp* Fig. 33 S. 67)[2]), während die den rothen Kern unmittelbar umgebenden Faserzüge in den gleichseitigen Sehhügel eintreten. Außer diesen Einstrahlungen aus Bindearmen und Haube des Hirnschenkels nimmt der Sehhügel von der Peripherie her die oben schon erwähnten Faserbündel aus den Vierhügeln durch die vorderen Vierhügelarme und andere aus dem tractus opticus auf[3]). In den Ganglienkernen des Sehhügels dürften somit von der Peripherie her, ähnlich wie in den Vierhügeln, sensorische und motorische Leitungsbahnen zusammenfließen, während überdies in ihn wahrscheinlich ein nicht unerheblicher Antheil der intracentralen, durch die Bindearme vom Kleinhirn herkommenden Fasern eingeht. Die sensorischen Bahnen des Sehhügels gehören aber augenscheinlich nur zu einem geringen Theil dem Sehnerven, zum größeren Theil den Fortsetzungen sensorischer Rückenmarksstränge an. Motorische Leitungsbahnen können theils den directen Hirnschenkeleinstrahlungen beigemischt sein, theils ursprünglich von der Schleife herstammen. Eine besondere Abzweigung der Haubenbahn schlägt endlich den Umweg über das corpus candicans ein und tritt von da in dem so genannten aufsteigenden Schenkel des Gewölbes in den Sehhügel ein (Fig. 33 *cc*, *ra* S. 67). Centralwärts gehen sehr bedeutende Fasermassen aus dem Sehhügel hervor, von denen ein geringer Antheil im Linsenkern endet, die Hauptmasse aber nach allen Theilen der Hirnrinde, vorzugsweise in den Stirn-, Schläfe- und Scheitellappen zieht.

---

1) Forel, Archiv f. Psychiatrie VII, S. 411 ff.

2) Ein in seiner Bedeutung noch unerkanntes Gebilde, welches aber wahrscheinlich ebenfalls Kreuzungsfasern des Sehhügels einschließt, ist die mittlere Commissur (*cm* Fig. 34).

3) J. Wagner, Der Ursprung der Sehnervenfasern. Dorpat 1862, S. 11 f. Henle, a. a. O. S. 250, Fig. 179. Wernicke a. a. O. I. S. 72.

Diese Ausstrahlungen geschehen in der Form gesonderter Bündel, welche von der Basis des Sehhügels ausgehen. Ein erstes Bündel windet sich zwischen dem geschwänzten und Linsenkern hindurch, es bildet einen Theil der inneren Markkapsel des letzteren (*mth* Fig. 57) und geht zum Frontalhirn. Eine zweite Markstrahlung verläuft unter dem Linsenkern

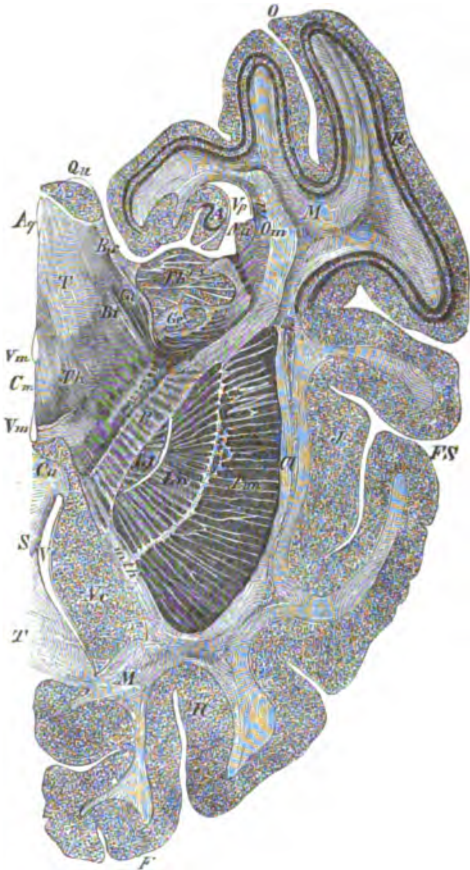


Fig. 57. Horizontalschnitt durch die linke Hemisphäre eines Affen. Nach Meynert. *F* Stirnende, *O* Hinterhauptsende der Hemisphäre. *R* Hirnrinde. *FS* Sylvische Spalte. *J* Insel. *Cl* Vormauer. *Li*, *Lii*, *Liii* Linsenkern. *Nc* Kopf des Streifenhügels. *Na* Durchschnitt des hinteren Endes vom geschweiften Kern. *M* Hemisphärenmark, vorn aus sich kreuzenden Stabkranz- und Balkenfasern, hinten aus Stabkranzfasern bestehend. *T* Balken. *S* Septum lucidum. *Ca* vordere Commissur. *Cm* mittlere Commissur. *V* Vorderhorn. *Vp* Hinterhorn des Seitenventrikels. *Vm* Dritter Ventrikel. *Th* Sehhügel. (Darüber liegt die Strahlung des Balkenwulstes *T*, vgl. den Medianschnitt Fig. 33 S. 67.) *Th*¹ Sehhügelpolster. *Qu* unterer Vierhügel. *Aq* Sylvische Wasserleitung. *Bs* oberer, *Bi* unterer Vierhügelarm. *Gi* innerer, *Ge* äußerer Kniehöcker. *P* Stabkranzfasern der inneren Kapsel, zum Theil quer durchschnitten. *Om* Markstrahlung in den Hinterlappen aus dem hinteren Theil der inneren Kapsel. *A* Ammonshorn. *T'* Balkentapete, die Wand des Hinterhorns bildend. *mth* Markstrahlung aus dem Sehhügel in den Stirnlappen.

nach der Gegend der Sylvischen Spalte. Eine dritte nimmt an den Stabkranzfasern zur Rinde des Occipitalhirns Theil (*Om* Fig. 57).

Die directe Großhirnrindenbahn der Haube besteht aus Fasermassen, die nach hinten von der nachher zu schildernden Pyramidenbahn des Fußes durch die innere Kapsel treten (*P* Fig. 57) und dann in den Theil des Stabkranzes übergehen, der in den hinteren Theil des Scheitelhirns, nämlich in den so genannten Vorzwickel, ausstrahlt. Es leidet kaum einen Zweifel, dass auf diesem Wege die sensible Oberfläche der

Haut durch eine verhältnissmäßig directe Leitung, der sich noch andere Sinnesnervenfasern beimischen, mit der Großhirnrinde in Verbindung gesetzt ist[1]. Namentlich spricht hierfür die Beobachtung, dass Läsionen, welche den hinteren Theil der inneren Kapsel treffen, Empfindungslähmungen und zuweilen auch Sehstörungen auf der entgegengesetzten Körperseite zur Folge haben[2].

Die Vorderhirnganglienbahn der Haube besteht aus ansehnlichen Fasermassen, welche theils als directe Fortsetzungen der Rückenmarksstränge den rothen Kern umgeben, theils selbst aus diesem Kern und also indirect aus den Bindearmen des Kleinhirns hervorkommen, um in den Linsenkern einzutreten. Da aus diesem großen Ganglion keine Stabkranzfasern zur Großhirnrinde nachgewiesen werden können, so ist anzunehmen, dass jene Abtheilung der Haube theils in dem genannten Ganglion, theils in dem geschweiften Kern ihr letztes Ende findet[3].

Der Fuß oder die Basis des Hirnschenkels (*p* Fig. 53, S. 125) setzt denjenigen Theil des Vorderseitenstrangs fort, welcher sich direct zu den vorderen Theilen des großen Gehirns begibt; er nimmt auf diesem Wege den oberen Arm der nach dem Kleinhirn abgeleiteten Seitenbahn auf, der sich innerhalb der Brücke ihm anschließt. Auch der Fuß sondert sich wieder in drei Hauptabtheilungen, deren Ordnung wahrscheinlich während der Kreuzungen der Hirnschenkelfasern vollzogen wird. Die erste derselben (*Py* Fig. 54) geht, ohne weitere Stationen grauer Substanz zu berühren, in den Stabkranz, sie tritt zwischen Sehhügel, Streifenhügel und Linsenkern durch die innere Kapsel des letzteren (*P* Fig. 57) hindurch, um nach der Hemisphärenrinde auszustrahlen. Diese directe Großhirnrindenbahn des Fußes enthält die Fortsetzung der Pyramiden. Ihre Fasern ziehen, wie theils der Verlauf der secundären Degeneration, theils die pathologische Beobachtung zeigt, von der inneren Kapsel aus nach der Rinde der beiden Centralwindungen[4]. Hier endet diese bis jetzt am genauesten verfolgte motorische Bahn, die in den Vorder- und Seitensträngen des Rückenmarks beginnt (vgl. oben Fig. 47 S. 106) und direct, ohne weitere Knotenpunkte grauer Substanz zu durchsetzen, zur Großhirnrinde emporreicht[5]. Ihr schließt sich in ihrem Verlauf der sen-

1) Flechsig, Plan des Gehirns S. 10.
2) Veyssière, Sur l'hémianesthésie de cause cérébrale. Paris 1874. Charcot a. a. O. p. 113. Meynert, dem sich auch noch Wernicke anschließt, rechnet diese sensorische Bahn dem Fuß des Hirnschenkels zu und verlegt die Stabkranzausstrahlung derselben vorzugsweise in den Occipitallappen.
3) Wernicke a. a. O. S. 57 ff.
4) Nach Flechsig vorzugsweise der hinteren Centralwindung. (Plan des menschl. Gehirns, S. 7.)
5) Ueber die Stelle, wo die Pyramidenbahn die innere Kapsel durchsetzt, bestehen noch widersprechende Angaben. Nach Charcot (Leçons sur les localisations, p. 155)

sorische Antheil der Pyramiden an, welcher eine Fortsetzung der GOLL'schen Stränge des Rückenmarks darstellt (g_1 Fig. 51 S. 121).

Die zweite Hauptabtheilung des Fußes geht aus den grauen Massen der Brücke hervor und bildet hier augenscheinlich die Fortsetzung der in der Kleinhirnrinde entsprungenen Brückenarme. Die Faserbündel, die aus dieser Abtheilung hervorkommen, treten ebenfalls nach innen vom Linsenkern zum Stabkranz, um in diesem nach allen Gebieten der Großhirnrinde, namentlich aber zum Stirn-, Schläfe- und Occipitallappen auszustrahlen.

Die dritte Abtheilung des Fußes ist die schwächste. Sie steht im unteren Verlauf wahrscheinlich mit der substantia nigra in Verbindung; ihr weiterer Ursprung ist unbekannt. Wahrscheinlich ist es aber, dass auch sie mit den Brückenarmen des Kleinhirns zusammenhängt. Nach oben geht sie in die grauen Massen der vorderen Hirnganglien, des Linsenkerns und Streifenhügels, über. Diese Ganglienbahn des Fußes scheint hiernach zu der oben erörterten entsprechenden Vorderhirnganglienbahn der Haube insofern in einem gewissen Gegensatze zu stehen als die letztere sensorische und motorische Rückenmarksbahnen und intracentrale Bahnen aus dem Kleinhirnkern, die erstere aber intracentrale Leitungen aus der Kleinhirnrinde dem Streifenhügel und Linsenkern zuführt. Ob außerdem noch eine intracentrale Bahn zwischen Sehhügel und Linsenkern existirt, ist zweifelhaft; jedenfalls ist dieselbe von verhältnissmäßig geringem Umfang.

Die Großhirnganglien zeigen, wie die Verfolgung der Leitungswege durch dieselben lehrt, ein wesentlich verschiedenes Verhalten. Zunächst treten in dieser Beziehung die Ganglien des Mittelhirns, Vier- und Sehhügel, und die des Vorderhirns, Linsenkern und geschweifter Kern, einander gegenüber. Vier- und Sehhügel besitzen augenscheinlich die Bedeutung von Zwischenstationen der Leitung: peripherisch nehmen sie theils sensorische, theils aber auch motorische Fasern au und centralwärts stehen sie mit der Großhirnrinde in Verbindung. Ein directer Zusammenhang mit dem Kleinhirn existirt dagegen entweder gar nicht, oder er ist doch sehr unerheblich. Beide Ganglien stehen dann zu einander in dem Verhältniss, dass die Vierhügel vorzugsweise der Endigung von Bahnen dienen, die zu dem Sehacte in Beziehung stehen, während in den Sehhügeln andere sensorische Bahnen endigen. Doch ist dieses Verhältniss kein ausschließendes, da nicht nur Sehfasern auch in

---

geschieht dies in dem vordern, nach FLECHSIG (Systemerkrankungen, S. 46 in dem mittleren, der Mitte des Sehhügels entsprechenden Theil derselben.

die Sehhügel, sondern auch Antheile der Rückenmarksstränge in die Vierhügel eintreten. Bemerkenswerth ist überdies die sehr viel umfänglichere Verbindung des Sehhügels mit der Großhirnrinde.

Näher noch als Vier- und Sehhügel scheinen die Gebilde des Streifenhügels, geschweifter und Linsenkern, functionell zusammenzuhängen. Beide nehmen nur von einer, der peripherischen Seite her Fasern auf, die den verschiedenen Theilen des Hirnschenkels, Schleife, Fuß und Haube, zum größten Theile aber der letzteren angehören. Die meisten dieser Fasern scheinen im gezahnten Kern des Cerebellum, andere in Antheilen der Rückenmarksstränge ihren Ursprung zu haben. Alle diese Fasern treten in das erste Glied des Linsenkerns ein, um theils in dem Linsenkern selbst zu endigen, theils aus ihm in den geschweiften Kern überzutreten und in diesem ihr Ende zu finden (Fig. 58). Als definitive Endigungen von Leitungsbahnen sind demnach die Vorderhirnganglien nicht sowohl den Sehhügeln und Vierhügeln als der Hirnrinde analoge Gebilde[1]). Nur der vorderste Theil, der Kopf des Streifenhügels, bietet ein einigermaßen analoges Verhalten dar wie die Vier- und Sehhügel, insofern er mit seiner Basis aus dem Riechkolben Fasern aufnimmt, centralwärts aber mit der Großhirnrinde in Verbindung steht. Seine grauen Massen, mit denen die an der Basis des Gehirns hervortretende vordere durchbrochene Platte zusammenhängt (*sp* Fig. 32), entsenden nämlich Stabkranzfasern, die aus der Riech- in die Balken- und Hakenwindung übergehen, um in der Rinde des Ammonshorns und der Vogelklaue zu endigen. Die Beziehung dieser Rindentheile zum Geruchsorgan erhellt namentlich auch daraus, dass mit der Entwicklung des Riechkolbens oder Riechlappens diejenige jener Windungen gleichen Schritt hält[2]). Aus dem anatomischen Verhältniss der Riechfasern zu

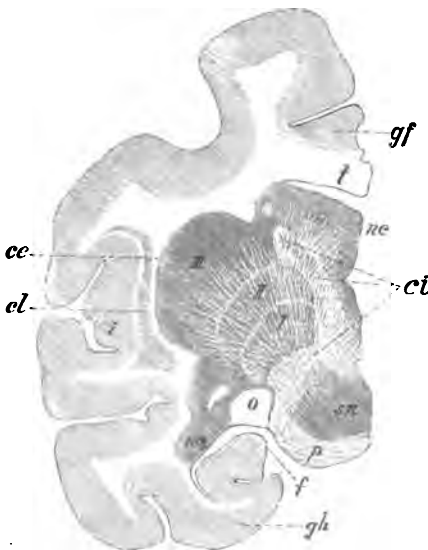


Fig. 58. Frontalschnitt durch ein Affengehirn. Nach WERNICKE. *i* Insel. *cl* Vormauer. *ce* äußere, *ci* innere Kapsel. *gf* Balkenwindung. *gh* Hakenwindung. *t* Balken. *f* Saum (fimbria) der Hakenwindung. *nc* Kopf, nc_1 Schweif des geschweiften Kerns. *I, II, III* die drei Glieder des Linsenkerns. *o* tractus opticus.

1) WERNICKE a. a. O. I, S. 40 ff.
2) ZUCKERKANDL, Ueber das Riechcentrum. Stuttgart 1887.

den Nervenzellen des Bulbus und Lobus olfactorius sowie der Riechschleimhaut kann man schließen, dass dem Geruchs- analog wie dem Sehorgan (vgl. das Schema Fig. 56) ein centripetales und ein centrifugales System sensorischer Fasern entspricht. Beide scheinen sich in kugelförmigen Körpern, die in den beiden Riechkolben gelegen sind und als Glomeruli olfactorii bezeichnet werden, zu begegnen, so zwar, dass hier eine fibrilläre Zerfaserung einerseits aus den peripherischen Riechzellen hervorkommender centripetal leitender, andererseits aus den Zellen des Riechlappens stammender centrifugal leitender Axenfasern stattfindet [1]). Ein zum Theil dem Verlauf der Riechnerven angehöriges Fasersystem wird durch die vordere Commissur (*ca* Fig. 33) gebildet, in welcher eine Kreuzung centraler Olfactoriusfasern stattfindet. Der größte Theil der Fasern dieser Commissur verläuft jedoch nach hinten und strahlt in die Schläfelappen aus, deren Rindengebiete auf diese Weise wahrscheinlich verbunden werden [2]).

7. Das Associationssystem der Großhirnrinde.

Die Ausstrahlungen des Stabkranzes, welche in der geschilderten Weise theils directe Fortsetzungen der Hirnschenkel darstellen, theils aus den Ganglien des Mittelhirns, den Vier- und Sehhügeln, theils endlich aus dem kleinen Gehirn hervorkommen, werden auf ihrem Wege zur Großhirnrinde überall gekreuzt von Fasermassen, die verschiedene Theile der Großhirnrinde mit einander verbinden. Man pflegt die sämmtlichen Fasern, die im Rückenmark nach oben treten und, durch Zuzüge aus den hinteren Hirnganglien und dem Kleinhirn vermehrt, schließlich in den Stabkranz der Großhirnrinde und in die der letzteren analogen grauen Massen des Streifenhügels ausstrahlen, als das Projectionssystem der Centralorgane zu bezeichnen. Diesem stellt man die Verbindungsfasern zwischen verschiedenen Regionen der Großhirnrinde als das Associationssystem gegenüber [3]) — eine Bezeichnung, bei der übrigens vor jeder Vermengung mit dem psychologischen Begriff der Association und den physiologischen Voraussetzungen, welche die Associationen der Vorstellungen nothwendig machen, auf das nachdrücklichste zu warnen ist.

Wie das Projectionssystem, so zerfällt auch das Associationssystem in verschiedene Abtheilungen, die in diesem Fall theils nach der

1 Ramón y Cajal, Riv. di Cienc. Med. de Barc. 1891, Nr. 22, 23.

2 J. Sander, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1866, S. 750. Meynert, Stricker's Gewebelehre, S. 723.

3 Meynert, Stricker's Gewebelehre S. 117. Psychiatrie S. 40.

Richtung der Verbindung, theils nach der Entfernung der verbundenen Rindengebiete sich unterscheiden lassen. Wir erhalten so folgende drei Untersysteme von Associationsfasern:

1. Das System der Quercommissuren. Es wird hauptsächlich durch den Balken oder die große Commissur gebildet, aber in Bezug auf den Schläfelappen durch die vordere Commissur zum Theil ergänzt. (Vgl. S. 137.) Der Balken stellt eine mächtige Querverbindung zwischen symmetrisch gelegenen Rindentheilen beider Hirnhälften dar. Die Balkenfasern durchkreuzen überall die Ausstrahlungen des Stabkranzes, ausgenommen in der Occipitalregion, wo sich beide Strahlungen in gesonderte Bündel scheiden (Fig. 57 *T*, vgl. a. Fig. 37 S. 75 u. 38 S. 76). Die Verbindung, welche der Balken zwischen symmetrischen Rindentheilen herstellt, findet, wie schon die bedeutende Zunahme des Balkenquerschnitts von vorn nach hinten vermuthen lässt, am reichlichsten zwischen den Rindenpartien der Occipitalregion statt, daher auch mangelhafte Entwicklung des Balkens, wie sie bei Mikrocephalen beobachtet wird, vorzugsweise von Verkümmerung der Hinterhauptslappen begleitet ist[1].

2. Das System der longitudinalen Verbindungsfasern. Dasselbe schlägt eine dem vorigen System entgegengesetzte Richtung ein, indem durch seine Fasern von einander entfernte Rindenregionen der gleichen Hirnhälfte verbunden werden. Die Zerfaserung des Gehirns weist mehrere compactere Bündel dieser Art nach, die namentlich theils den Stirnmit dem Schläfelappen, theils die Hinterhauptsspitze mit der Schläfe verbinden.

3. Das System der Windungsfasern[2]. Sie verbinden unmittelbar benachbarte Rindengebiete mit einander, indem sie sich namentlich um die durch die Gehirnfurchen gebildeten Markeinsenkungen herumschlingen (vgl. S. 76 Fig. 38 *fa*).

Abgesehen von der allgemeinen Erwägung, dass die Associationsfasern dazu bestimmt sein werden, verschiedene Rindengebiete zu gemeinsamer Function zu verbinden, ist die specielle Bedeutung der einzelnen Theile des Associationssystems noch unbekannt. Wahrscheinlich können im Associationssystem ebenso wie in allen wahren Commissurenfasern in den niedrigeren Centraltheilen die Leitungen in doppelsinniger Richtung stattfinden, im Unterschiede von den durchgängig einseitig leitenden Fasern des Projectionssystems. Da die Nervenfasern selbst indifferente Leiter der Erregungsvorgänge sind, so muss man übrigens annehmen, dass dieser Unterschied lediglich in dem Verhältniss der Fasern

---

1) J. Sander, Arch. f. Psychiatrie I, S. 299. Bischoff, Abh. der bayer. Akad. 1873, S. 171.

2) Fibrae arcuatae Arnold, Fibrae propriae Gratiolet.

zu den Nervenzellen seinen Grund hat. In der That scheinen dem die anatomischen Verhältnisse zu entsprechen, da die Projectionsfasern wahrscheinlich überall einerseits aus einem Axenfaden hervorgehen, anderseits in einem Fibrillennetz, das Zellen umspinnt, endigen, während die Associationsfasern nur zwischen solchen Fibrillennetzen zu verlaufen scheinen. (Vgl. Cap. II S. 38 f.)

Der Name Projectionssystem gilt lediglich als Ausdruck der Thatsache, dass durch dieses Fasersystem eine mehr oder weniger durch Internodien von Gangliensubstanz unterbrochene Vertretung der gesammten Körperperipherie, insbesondere der Sinnes- und Bewegungsorgane, also eine Art Projection der letzteren auf der Großhirnrinde stattfinde. Dabei bleibt aber völlig dahingestellt, ob diese Vertretung irgendwie der peripherischen Vertheilung der sensibeln und motorischen Nervenfasern gleicht oder nicht. Im allgemeinen wird sogar von vornherein vorauszusetzen sein, dass beide in hohem Grade von einander abweichen. Dafür sprechen, abgesehen von den später zu erörternden physiologischen Erwägungen, schon zwei anatomische Thatsachen, welche den Gedanken, dass die Großhirnrinde lediglich ein etwas modificirtes Ebenbild der Körperperipherie sei, durchaus fernhalten lassen. Die eine besteht in der zuerst von Meynert eindringlich betonten Mehrheit der Vertretungen in der Großhirnrinde, wonach jede peripherische Nervenbahn nicht bloß an einer, sondern an mehreren Stellen ihr letztes Ende findet. Die zweite besteht in der mit dieser nahe zusammenhängenden vielseitigen Verbindung der Rindenregionen mit untergeordneten Centren, in denen bereits verschiedenartige Leitungswege zusammenfließen. (Siehe unten Nr. 9.) Alles dies weist darauf hin, dass in der Großhirnrinde verwickelte Zusammenfassungen der peripherischen Organfunctionen stattfinden, welche es verbieten, irgend eine einzelne Rindenstelle mit irgend einer einzelnen Stelle der Körperperipherie in ausschließliche Verbindung zu bringen. Aehnlich wie mit dem Projections- verhält es sich mit dem Associationssystem. Am allerwenigsten darf man bei diesem Namen etwa mit Meynert an die psychologische Association der Vorstellungen denken. Wollte man die letztere irgendwie mit den Associationsfasern in Zusammenhang bringen, so wäre dies nicht nur hypothetisch, sondern im äußersten Grade unwahrscheinlich. Auch hier also soll der Ausdruck einen rein anatomischen Sinn haben: die Associationsfasern sind Verbindungsfasern verschiedener Hirnrindentheile. Ueber ihre muthmaßliche physiologische Bedeutung kann selbstverständlich nur die physiologische Beobachtung Aufschluss geben. Wir werden auf die hier sich ergebenden Gesichtspunkte in Cap. V zurückkommen. Von der oben aufgestellten allgemeinen Begriffsbestimmung aus rechnen wir übrigens die Balkenstrahlung mit zu dem Associationssystem, obgleich sie von Meynert von demselben geschieden wird. Ebenso haben wir bereits früher Verbindungszüge zwischen den verschiedenen Rindengebieten des Kleinhirns kennen gelernt, welche in dem hier festgehaltenen Sinne dem Associationssystem zugetheilt werden müssen.

8. Allgemeine Uebersicht der centralen Leitungsbahnen.

Ein Rückblick auf den Inhalt der vorstehenden Erörterungen gibt uns von dem Verlauf der Leitungswege in den Nervencentren im wesentlichen folgendes Bild. Die in den Nervenwurzeln von einander isolirten sensorischen und motorischen Fasern trennen sich bei dem Eintritt in die graue Substanz des Rückenmarks alsbald in mehrere zum Theil in gegenseitiger Verbindung stehende Bahnen. Die Hauptbahn sowohl für die sensorische wie für die motorische Leitung führt unmittelbar aus dem Zellennetz der grauen Substanz in die weißen Markstränge zurück, von wo sie theils gleichseitig, theils gekreuzt nach oben geht, vorzugsweise gleichseitig die motorische, vorzugsweise gekreuzt die sensorische Hauptbahn. Außerdem eröffnen sich zweierlei Nebenbahnen: eine erste verbindet die sensorische mit der motorischen Leitung, sie dient den Reflexen; eine zweite führt innerhalb der grauen Substanz weiter, sie wird namentlich bei stärkeren Erregungen in Mitleidenschaft gezogen und verursacht auf diese Weise innerhalb der sensorischen Leitung Schmerzempfindungen und in Folge der Ausbreitung der Erregung Mitempfindungen, innerhalb der motorischen Leitung Mitbewegungen. Außerdem vermittelt die Leitung durch die graue Substanz, wenn die Hauptbahn unterbrochen wird, die allmähliche Ausgleichung der Störung durch stellvertretende Function. Von diesen Bahnen vollendet diejenige Zweigleitung, welche die sensorische mit der motorischen Hauptbahn verbindet, großentheils bereits im Rückenmark ihren Weg. Alle andern Bahnen steigen zum Gehirn empor, die Hauptbahnen direct, die Nebenbahnen auf den mannigfachen Umwegen durch die graue Substanz. Diesen weiteren Verlauf veranschaulicht das Schema der Fig. 59, mit welchem, namentlich mit Rücksicht auf die Kreuzungsverhältnisse, Fig. 51 (S. 121) zu vergleichen ist.

Die motorische Bahn zerfällt zunächst in zwei Hauptabtheilungen. Die erste geht direct zur Großhirnrinde, die Pyramidenbahn (p_1, p_2, p), der größere Seitenstrangantheil (p_2) nach erfolgter Kreuzung (k_1 Fig. 51), der kleinere Vorderstrangantheil (p_1) ungekreuzt. Die zweite Hauptabtheilung wird durch die grauen Massen der Brücke nach den Hirnganglien, Vier-, Seh- und Streifenhügel, abgezweigt (v v'). Höher oben wird diese Zweigbahn namentlich durch die dem vorderen Vierhügelpaar zustrebenden Wurzelfasern der Augenmuskelnerven ergänzt (s m). Daran schließt sich wahrscheinlich noch eine dritte, die nach dem Kleinhirn sich abzweigt.

Die sensorische Bahn zerfällt ebenfalls in zwei Hauptabtheilungen. Die erste stammt aus den Hintersträngen (zarten und keilförmigen Strängen g, c). Ein kleiner Theil derselben ist der aus den GOLL'schen Strängen entspringende sensorische Antheil der Pyramidenbahn, der in der hinteren Centralwindung und ihrer Nachbarschaft endet (g_1). Der größere Theil wird innerhalb der Brücke zunächst nach den Vier- und Sehhügeln abgezweigt (s' V, s' Th), von denen aus dann weitere Leitungsbahnen nach der Großhirnrinde führen. Wahrscheinlich gehören die hinteren Rindenregionen dieser indirecten Fortsetzung der sensorischen Hinterstrangreste an. Dieselbe ergänzt sich übrigens in ihrem Verlauf nach den Vierhügeln durch Wurzelfasern aus den höheren Sinnesnerven: insbesondere der Sehnerv ist auf diese Weise dem vorderen Vierhügelpaar und dem Sehhügel zugeordnet (so). Die anatomischen Verhältnisse der centralen und peripherischen Endigungsformen gewisser Sinnesnervenfasern machen es wahrscheinlich, dass

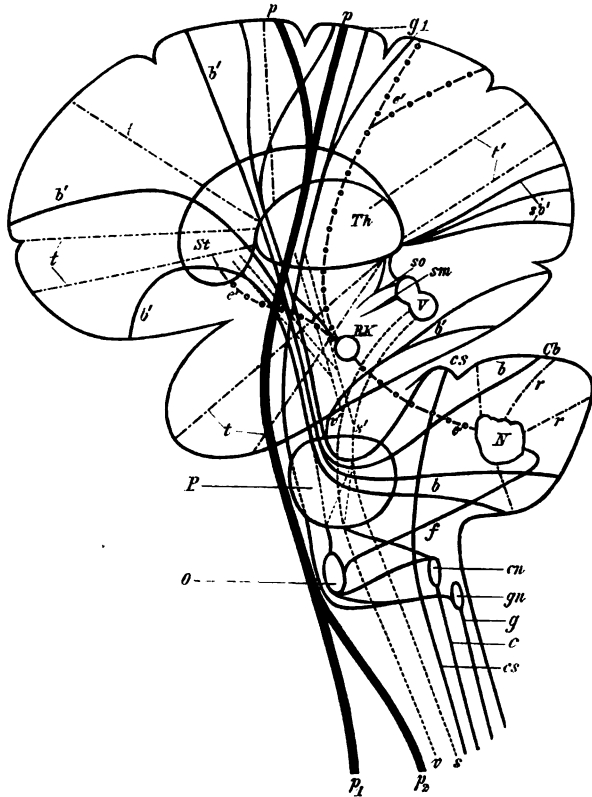


Fig. 59. Schema der Leitungsbahnen in Brücke, Kleinhirn und Großhirn. *O* Olive. *P* Brücke. *Cb* Kleinhirn. *V* Vierhügel. *Th* Sehhügel. *St* Streifenhügel. *RK* Rother Kern der Haube. *gn* Kerne der GOLL'schen Stränge. *cn* Kerne der keilförmigen Stränge. p_1 Pyramidenvorderstrang (ungekreuzt). p_2 Pyramidenseitenstrang (gekreuzt). *vv'* Bahn der Vorderstrangreste. *ss'* Bahn der Seitenstrangreste. *g* GOLL'sche Stränge. *c* keilförmige Stränge. *cs* directe Kleinhirn-Seitenstrangbahn. *f* Leitung von den Oliven zum Kleinhirnkern (gekreuzt). *r* Leitung vom Kleinhirnkern zur Kleinhirnrinde. *bb'* Bahn der Brückenarme. *e'* Bahn der Bindearme. *sm* motorische Sehleitung. *so* sensorische Sehleitung. *s'o'* centrale Sehstrahlung. *t* Leitung vom Thalamus zum Vorder- und Schläfenhirn. *t'* Leitung vom Thalamus zum Occipitalhirn. *p* Endigung des motorischen Theil der Pyramidenbahn. g_1 sensorischer Antheil der Pyramidenbahn.

diese die Sinnesorgane mit der Hirnrinde verbindende Bahn wieder in eine centripetale und in eine centrifugale Leitung zerfällt; doch bleibt es noch dahingestellt, ob die in dieser Beziehung speciell bei den Seh-, Hör- und Riechnervenendigungen aufgefundenen Verhältnisse (Fig. 56) eine allgemeingültige Bedeutung besitzen. Ein weiterer, in seinem Verlaufe der ersten Abtheilung sich anschließender Zweig der sensorischen Bahn führt endlich Fasern der Hinter- und Seitenstränge nach Unterbrechung in den grauen Massen der Brücke zu den vordersten Hirnganglien, dem geschweiften und Linsenkern (*s s' St*). Die zweite Hauptabtheilung der sensorischen Bahn wird ausschließlich gebildet durch die directe Kleinhirn-Seitenstrangbahn, welche sensorische Fasern der Seitenstränge mit der Kleinhirnrinde verbindet (*c s*).

Zu diesen mehr oder weniger directen Fortsetzungen der Rückenmarksbahnen kommt nun eine Reihe intracentraler Bahnen, denen, weil sie durchgängig sensorische mit motorischen Ursprungsorten verbinden, von vorn herein ein gemischter oder complexer functioneller Charakter zugeschrieben werden muss. Hierher gehören zunächst die Kleinhirnbahnen, deren wir folgende drei unterscheiden können:

1. Die Oliven-Kleinhirnbahn (*f*). Es ist ungewiss, inwieweit ihr zugleich die Bedeutung einer Fortsetzung der Hinterstrangbahn (wegen der angenommenen Verbindung mit den Kernen der Goll'schen Stränge *g n*) zugeschrieben werden muss. Jedenfalls verbindet sie wegen des gleichzeitigen Zusammenhangs der Oliven mit den Brückenfasern die Kleinhirnkerne in gekreuzter Richtung mit Leitungsbahnen aus den Oliven zu den Hirnganglien und zur Großhirnrinde.

2. Die Kleinhirn-Großhirnbahn. Sie verbindet den Kleinhirnkern vermittelst des Ganglions der Haube (*R K*) in gekreuzter Richtung mit dem Streifenhügel und mit bestimmten, nach hinten von der Ausbreitung der Pyramidenfasern gelegenen Regionen der Großhirnrinde (*e'*).

3. Die Kleinhirn-Brückenbahn. Sie verbindet die Rinde des kleinen Gehirns, in der Brücke Internodien grauer Substanz durchsetzend, in gekreuzter Richtung mit allen Theilen der Großhirnrinde, namentlich mit der Stirn- und Occipitalregion (*b b'*).

Hiernach steht das Kleinhirn in höchst umfangreichen peripherischen und namentlich centralen Verbindungen. Peripherisch nimmt es sensorische, höchst wahrscheinlich aber auch motorische Fasern auf. Centralwärts erstrecken sich seine Verbindungen auf die sämmtlichen Hirnganglien und auf den größten Theil der Großhirnrinde.

Eine zweite, an Masse gegen die vorige zurücktretende Abtheilung der intracentralen Bahnen wird gebildet durch die Verbindungsbahnen zwischen den Hirnganglien. Sie bestehen in Verbindungen des

hinteren mit dem vorderen Vierhügelpaar und beider mit dem Sehhügel, in Verbindungen des Sehhügels mit dem Streifenhügel und wieder der verschiedenen Theile des letzteren unter einander.

Eine dritte Abtheilung besteht endlich aus den Verbindungen zwischen den Vier- und Sehhügeln und der Großhirnrinde. Die vom inneren Kniehöcker aus zur Großhirnrinde tretenden Fasern (*s' o'*) sind wohl indirecte Fortsetzungen der peripherisch zugeleiteten, an der Function des Sehens betheiligten Nervenfasern (Opticus- und Augenmuskelnervenfasern *so*, *sm*). Auch von einem Theil der aus dem Sehhügel zur Großhirnrinde verlaufenden Fasern mag dies gelten, namentlich von denjenigen, die sich zum Vorzwickel begeben (*t'*). Andere dieser Fasern sind vermuthlich als indirecte Fortsetzungen der Bahn der Tastnerven anzusehen. Doch ist es zweifelhaft, ob dies von allen die Sehhügel mit der Großhirnrinde verbindenden sehr umfangreichen Theilen des Stabkranzes (*t*) gilt. In auffallendem Gegensatze zum Sehhügel steht in dieser Beziehung der Streifenhügel, der in seinem größten Theil graue Massen enthält, welche letzte Endstationen der von unten herantretenden Leitungsbahnen bilden.

Zu allen diesen fortschreitend von unten nach oben an Umfang zunehmenden Bahnen des Projectionssystems kommen schließlich noch die ebenfalls intracentralen Bahnen des Associationssystems, welche schon im Kleinhirn, in noch umfänglicherer Weise aber im Großhirn theils benachbarte, theils entferntere, insbesondere aber auch symmetrisch gelagerte Rindengebiete beider Hirnhälften mit einander verbinden.

9. Leitungsbahnen zur Großhirnrinde.

Der Verlauf der theils direct aus den Hirnschenkeln, theils aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien der Großhirnrinde zustrebenden Fasersysteme, der bis dahin, soweit die anatomische Untersuchung und der physiologische Versuch es gestatten, verfolgt wurde, gibt uns über die letzte Vertheilung der centralen Fasersysteme nur unvollkommene Aufschlüsse. In Folge der bis jetzt unentwirrbaren Faserverflechtungen gestatten die gewonnenen Ergebnisse namentlich keine zureichende Feststellung der Beziehungen, in welchen die einzelnen Gebiete der Großhirnrinde zu den tiefer gelegenen Nervencentren sowie zu den peripherischen Körpertheilen stehen. Zwei Wege bleiben uns noch übrig, die gebliebenen Lücken so weit als möglich zu ergänzen: die anatomische Erforschung der Großhirnrinde und die directe functionelle Prüfung derselben an der Hand des physiologischen Versuchs und der pathologischen Beobachtung.

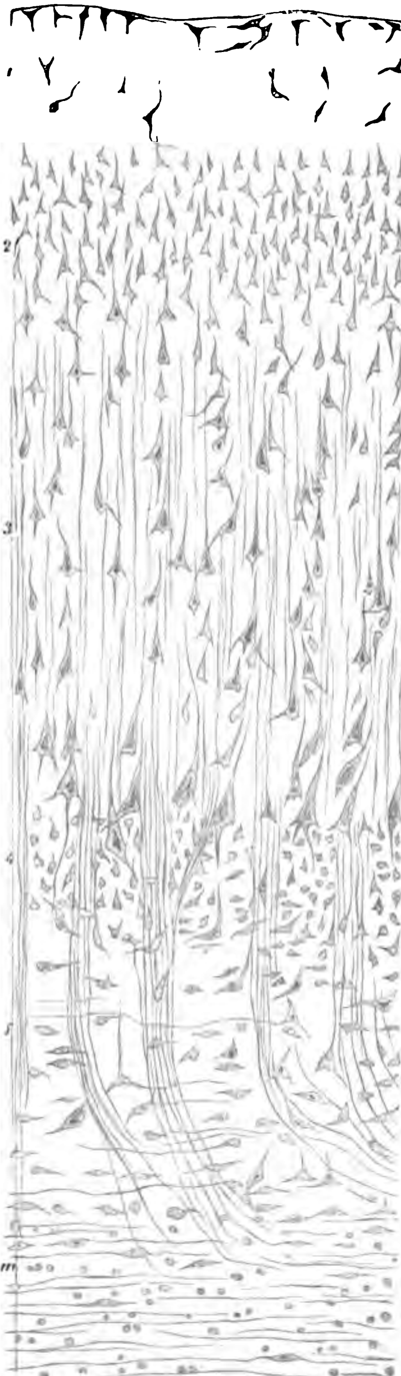


Fig. 60. Querschnitt durch die Rinde des Frontalhirns vom Menschen, 100fach vergr., nach MEYNERT. *1* Äußere Neurogliaschicht. *2* Schichte der kleinen pyramidalen Rindenzellen. *3* Schichte der großen Pyramidenzellen. *4* Schichte der unregelmäßigen Rindenkörper (großentheils aus lymphkörperähnlichen Gebilden bestehend). *5* Schichte der spindelförmigen Zellen. *m* Markleiste (Grenzschichte gegen den Markkern.)

Die Structurverhältnisse der Großhirnrinde geben uns in dieser Beziehung nur sehr allgemeine Andeutungen[1]). Die graue Substanz der Rinde enthält als vorwiegenden Bestandtheil mehrere Lagen von Nervenzellen, welche sowohl gegen den Markkern wie gegen die Oberfläche in Faserausläufer übergehen und in eine Grundsubstanz eingebettet sind, die gegen die Rindenoberfläche mehr und mehr dem Bindegewebe verwandt wird, bis sie an der Oberfläche selbst in die bindegewebige Gefäßhaut übergeht. In der oberflächlichen Schichte dieser Grundsubstanz (*1* Fig. 60) sind nur spärliche und unregelmäßig gestaltete Nervenkörper mit vielen Protoplasmafortsätzen zu finden. Weiter nach innen werden die Zellen zahlreicher und nehmen eine regelmäßigere pyramidale Form an (2). Je weiter man nach innen geht, um so mehr wächst die Größe der pyramidalen Zellen, während zugleich ihre Zahl abnimmt.

1) Vergl. besonders MEYNERT, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie I. S. 97, 198, II, S. 88. HENLE, System. Anatomie III, S. 268. GOLGI, Arch. ital. de biologie III, IV, p. 92. Eine Uebersicht der neueren Ergebnisse gibt EDINGER, Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 3. Aufl. 1892. S. 35 ff.

Die größeren Pyramiden besitzen eine fast constante Form (3—4). Jede ist mit ihrer Basis nach innen gegen das Mark, mit ihrer Spitze nach außen gegen die Oberfläche gerichtet; ihr breitester Fortsatz geht von der Spitze der Pyramide ab und ist nach außen, ein schmälerer von der Mitte der Basis nach innen gekehrt. Außerdem entsendet jede Zelle einige seitliche Fortsätze, die gewöhnlich näher der Basis als der Spitze gelegen sind. Der mittlere Basalfortsatz, der ungetheilt bleibt und in der Mitte der Zelle zu entspringen scheint, besitzt den Charakter eines Axenfortsatzes und geht unmittelbar in eine Nervenfaser über. Alle anderen Fortsätze verästeln sich und lösen sich in das Terminalnetz der interstitiellen Punktsubstanz auf. Zwischen den Pyramiden sind aber noch kleinere rundliche Nervenzellen ohne Axenfortsätze in die Grundsubstanz eingestreut. Nach innen hören die Pyramidenzellen plötzlich auf. Es folgen nun auf sie wieder kleinere, unregelmäßig geformte Nervenzellen (4), die sich allmählich mit ihrem längsten Durchmesser vorwiegend der Quere nach stellen und zum Theil eine spindelförmige Gestalt besitzen (5). Zwischen ihnen laufen Nervenfaserbündel, die sich augenscheinlich theils aus den Fortsätzen der Pyramidenzellen, theils aus der Punktsubstanz gesammelt haben, nach innen [1]). Diese Nervenfasern sowie die feinen aus der Verzweigung der Protoplasmafortsätze hervorgegangenen Fibrillen bilden ein unübersehbares Fasergewirr, von dem in Fig. 60 nur der unmittelbar mit den Zellen in Verbindung stehende Theil zur Darstellung gebracht ist. Nicht in allen Theilen der Rinde sind übrigens die verschiedenen Zellenformen gleichförmig verbreitet. Die pyramidalen sind am zahlreichsten an der freien Oberfläche der Windungen, sie verschwinden fast ganz in der Tiefe der Furchen, wo dagegen die kleineren quer gestellten Zellen der inneren Lage an Zahl zunehmen. Entsprechend sieht man die Stabkranzbündel nur in die nach außen convexen Theile der Wülste eintreten, während in den dazwischen liegenden Furchen unmittelbar unter der Rinde jene Bogenfasern liegen, die von einer Windung zur andern ziehen. Auch in den verschiedenen Provinzen der Hirnoberfläche ist die Structur der Rinde keine ganz gleichförmige. Namentlich abweichend verhalten sich die Randwülste der medialen Fläche des Hinterlappens und die Centralwindungen sowie der Ueberzug der Hakenwindung und des Ammonshorns. An der ersteren Stelle sind nur spärliche Pyramidenzellen zu finden, während die Formation der kleineren unregelmäßigen Zellen über-

1) Die Vormauer (Claustrum), welche von den älteren Anatomen zu den Ganglienkernen des Gehirns gerechnet wurde, weil sie sich äußerlich dem Linsenkern anschließt, ist nach Meynert bloß eine ungewöhnlich starke Anhäufung dieser inneren Zellenlage, die er ebendeshalb als Vormauerformation bezeichnet. Ebenso verhält es sich mit dem nach unten von der Vormauer nahe bei der Rinde der Hakenwindung gelegenen Mandelkern (Amygdala). (Meynert a. a. O. S. 710.)

wiegt. Umgekehrt erreichen in der Rinde der Centralwindungen, namentlich der vorderen, einzelne Pyramidenzellen eine ungewöhnliche Größe; ebensolche sogenannte Riesenpyramiden sind bei Thieren an der Stelle der motorischen Felder nachgewiesen[1]. Auch die Hakenwindung und das Ammonshorn enthalten große Pyramidalzellen, die hier in mehrfacher Lage gehäuft sind[2].

Die Beschaffenheit der großen Pyramidalzellen und besonders der directe Uebergang ihrer Axenfäden in Stabkranzfasern legt die Annahme nahe, dass sie, analog den großen Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks, Ausgangspunkte centrifugaler Leitungsbahnen des Stabkranzes sind, während die kleineren Nervenzellen, die ausschließlich durch ihre Fortsätze mit dem Fibrillennetz der intercellulären Substanz in Verbindung stehen, wahrscheinlich theils Endgebilde centripetaler Bahnen, theils Schaltorgane darstellen, die den Zusammenhang zwischen den vorgenannten Elementen, sowie die Verbindung der verschiedenen Rindengebiete unter einander vermitteln. Letzteres gilt namentlich von den quer gestellten Zellen der inneren Schichte, welche sowohl durch die Richtung ihrer Fortsätze wie durch ihr Vorkommen in der Tiefe der Randwülste auf eine Beziehung zu den Bogenfasern hinweisen. Da nun aber die angegebenen Verschiedenheiten der centralen Elemente überall sich vorfinden, so ergibt sich hieraus der durch mannigfache früher erwähnte Thatsachen[3] nahe gelegte Schluss, dass wahrscheinlich jeder Provinz der Hirnrinde Leitungsbahnen verschiedener Richtung, insbesondere einer centripetalen und centrifugalen, angehören. Zu weiteren physiologischen Folgerungen reicht jedoch unsere heutige Kenntniss der Structurverhältnisse dieses verwickelten Organes nicht aus; insbesondere also bleibt auch die Bedeutung der vorhin erwähnten Structurunterschiede vorläufig dahingestellt. Dagegen nöthigen wohl die Beziehungen der einzelnen Rindengebiete zu den einzelnen Theilen des Stabkranzes zu dem Schlusse, dass im allgemeinen die den verschiedenen Organen der Körperperipherie zugeordneten Leitungsbahnen auch in verschiedenen Regionen der Großhirnrinde ihr centrales Ende finden. Gleichwohl verbieten es schon die anatomischen Thatsachen der Anschauung Raum zu geben, dass die Großhirnoberfläche lediglich ein Spiegelbild der Körperperipherie sei, durch welches etwa dem Bewusstsein einerseits eine unmittelbare Kunde von den äußeren Sinneseindrücken übermittelt, anderseits eine Beherrschung der einzelnen Bewegungsorgane ermöglicht werde. Namentlich drei Thatsachen widersprechen dieser einfachsten Anschauung, die man sich von

1) Betz, Centralblatt für die med. Wissensch. 1874, S. 578, 595.
2) Die Schichte der Pyramidalzellen bezeichnet darum Meynert allgemein als Ammonshornformation (S. 707, 711).
3) Vgl. S. 38 f., 130, 139.

dem Verhältniss der Großhirnrinde zum Gesammtkörper bilden könnte. Erstens durchsetzen alle centralen Leitungsbahnen, bevor sie zur Großhirnrinde gelangen, vom Rückenmark an eine größere oder geringere Zahl untergeordneter Centren, die zugleich Projectionsfasern anderer Körperorgane, insbesondere gleichzeitig sensorische und motorische aufnehmen: jede Hirnprovinz, in welcher Stabkranzbündel jener untergeordneten Centren endigen, repräsentirt also nicht ein Gebiet der Körperperipherie, sondern sie wird in irgend einer Weise die verschiedenen Gebiete, mit denen sie verbunden ist, zu einer complexen functionellen Einheit zusammenfassen. Zweitens macht es die Verfolgung der Leitungsbahnen höchst wahrscheinlich, dass jede Stelle der Körperperipherie gleichzeitig mit verschiedenen Stellen der Großhirnrinde durch Projectionsfasern in Verbindung steht. So sahen wir z. B., dass ein Theil der motorischen Leitungsbahn, die Pyramidenbahn, direct aus den Vorder- und Seitenhörnern des Rückenmarks zur Großhirnrinde emporsteigt, dass aber andere Theile derselben in die Hirnhügel, noch andere in das Cerebellum eintreten, Centren, die ihrerseits wieder theils direct, theils indirect in der Hirnrinde vertreten sind. Drittens endlich werden durch die Fasermassen des Associationssystems entferntere und benachbarte Gebiete der Großhirnrinde mit einander in Verbindung gesetzt. Wir haben daher allen Grund anzunehmen, dass die einem bestimmten Rindengebiet zugeleiteten oder in ihm entstehenden Erregungsvorgänge nicht auf dasselbe beschränkt bleiben, sondern in mehr oder minder großem Umfang andere Gebiete in Mitleidenschaft ziehen werden. So führen uns schon die Structurverhältnisse der Großhirnrinde zu der Vorstellung, dass dieselbe nicht sowohl ein Spiegelbild der peripherischen Organe ist, welches das hier getrennte wieder scheidet, sondern dass sie vielmehr ein wahres Centralorgan darstellt, das die äußerlich getrennten Organe zuerst zu beschränkteren, dann zu umfassenderen functionellen Einheiten verknüpft, um endlich auch diese in einer alle animalischen Functionen verbindenden Einheit zu vereinigen.

Noch in einer anderen Beziehung scheint die Structur des Centralorgans dieser Vorstellung vor der des mehr oder minder unveränderten Spiegelbilds den Vorzug zu geben. Wäre die letztere richtig, so würden wir kaum umhin können, in den verschiedenen Regionen der Großhirnrinde Structurunterschiede zu erwarten, die den functionellen Unterschieden der peripherischen Organe einigermaßen äquivalent wären. Dem ist aber nicht so. Die Unterschiede in der Form und Anordnung der centralen Elemente sind so unerheblich, dass sie auch eine verhältnissmäßige Gleichartigkeit der centralen Processe vermuthen lassen. Damit sind functionelle Unterschiede der einzelnen Hirnregionen keineswegs ausgeschlossen. Aber es werden dieselben mit höchster Wahrscheinlichkeit nicht in specifische

functionelle Differenzen der Hirnelemente, sondern lediglich in die verschiedene Verknüpfungsweise der letzteren unter einander und mit den peripherischen Organen verlegt werden dürfen[1].

Machen die hier entwickelten Anschauungen eine strenge, vollkommen der Sonderung der äußeren Körpertheile entsprechende functionelle Scheidung der einzelnen Regionen der Hirnrinde unmöglich, so lassen sie dagegen ebenso wenig erwarten, dass für alle Regionen die functionellen Verknüpfungen vollkommen gleichartige seien. In diesem Sinne ist in der That eine gewisse Localisation der Functionen schon vom anatomischen Standpunkte aus geboten, und die entgegengesetzte Annahme einer völligen Gleichartigkeit des Centralorgans würde mit den über den Verlauf der verschiedenen Leitungsbahnen gesammelten Thatsachen unvereinbar sein. Aber man darf nicht vergessen, dass es sich hierbei um eine Localisation der centralen, nicht der peripherischen Functionen handelt, und dass wegen der allseitigen Verknüpfung der centralen Leitungsbahnen von vornherein eine absolute örtliche Beschränkung der Leistungen nicht zu erwarten ist.

Ueber die nähere Beschaffenheit dieser Localisation gibt uns nun die functionelle Untersuchung der verschiedenen Rindengebiete einige Aufschlüsse. Hierbei können wir zunächst von der Frage nach der specifischen Natur der centralen Functionen noch ganz Umgang nehmen, indem wir uns darauf beschränken, lediglich aus den beobachteten Erscheinungen auf die Endigungen bestimmter, den einzelnen peripherischen Körperorganen entsprechender Leitungsbahnen Rückschlüsse zu machen. Die functionelle Untersuchung selbst kann wieder zwei Wege einschlagen: den des physiologischen Versuchs an Thieren und den der pathologischen Beobachtung am Menschen. Die durch den ersteren gewonnenen Ergebnisse lassen sich natürlich nur insoweit, als sie die allgemeine Frage der Vertretung der Körperorgane in der Großhirnrinde beantworten, direct auf den Menschen übertragen; über die locale Endigung der einzelnen Leitungsbahnen im menschlichen Gehirn können nur pathologische Beobachtungen einen gewissen Aufschluss geben. Die letzteren sind außerdem dadurch von höherem Werthe, dass bei ihnen das Verhalten der Empfindung einer sichereren Prüfung zugänglich ist; sie führen dagegen

---

1) Wie sehr diese schon in der 1. Aufl. des vorliegenden Werkes ausgesprochene Anschauung durch die seitdem entdeckten morphologischen Beziehungen der centralen Elemente bestätigt worden ist, brauche ich kaum hervorzuheben. Vergl. übrigens hierzu noch die Erörterungen über den Einfluss der peripherischen Sinnesorgane auf die Qualität der Sinnesempfindungen in Cap. VII.

den Nachtheil mit sich, dass wegen der Seltenheit umschriebener Läsionen der Rinde und des Hirnmantels die Erfahrungen nur langsam gesammelt werden können.

Die Versuche an Thieren zerfallen in zwei Classen: in Reizversuche und in Ausfallsversuche, wobei wir unter den letzteren alle diejenigen Experimente verstehen, bei denen es darauf abgesehen ist, die Function irgend eines Rindengebietes vorübergehend oder dauernd aufzuheben. Bei den Reizversuchen kommen als Reizsymptome irgend welche Bewegungserscheinungen (Muskelzuckungen oder dauernde Contractionen) zur Beobachtung; den Ausfallsversuchen folgen Ausfallssymptome, welche in der Form aufgehobener oder gestörter Bewegung und Empfindung sich darstellen. Zur Feststellung der Endigungen motorischer Leitungsbahnen kann man sich beider Versuchsweisen bedienen, während für die sensorischen Gebiete vorzugsweise die Ausfallsversuche gewählt werden müssen. Da nun aber in zahlreichen Theilen der Großhirnrinde intracentrale Bahnen aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien endigen, welche erst nach sehr verwickelten Umwegen mit motorischen oder sensorischen Leitungsbahnen oder mit beiden in Verbindung stehen, so wird von vorn herein zu erwarten sein, dass nicht jede experimentelle oder pathologische Veränderung an einer begrenzten Stelle von merkbaren Symptomen gefolgt ist, und selbst wenn solche eintreten, werden im allgemeinen nicht einfache Reizungs- und Lähmungserscheinungen, wie sie etwa bei der Erregung und Durchschneidung peripherischer Nerven entstehen, zur Beobachtung kommen. In der That bestätigt sich dies durchaus in den Beobachtungen. An vielen Punkten verlaufen die Eingriffe symptomlos; wo Erscheinungen eintreten, da besitzen die Muskelerregungen häufig den Charakter zusammengesetzter Bewegungen, die Ausfallssymptome aber manifestiren sich in der Regel als bloße Störungen der Bewegung oder als unvollkommene sinnliche Wahrnehmungen, selten und immer nur bei ausgedehnteren Läsionen als vollständige Aufhebungen derselben. Demgemäß wollen wir hier, um diese Vieldeutigkeit der experimentellen Erfolge an der Großhirnrinde schon im Ausdruck anzudeuten, als centromotorische Rindenstellen lediglich solche bezeichnen, deren Reizung Bewegungen bestimmter Muskeln oder Muskelgruppen, und deren Ausrottung eine Störung dieser Bewegungen herbeiführt; centrosensorische Stellen sollen dagegen diejenigen genannt werden, deren Entfernung zweifellose Ausfallssymptome sensorischer Art im Gefolge hat[1]).

1) Ich vermeide hier die einfachen Bezeichnungen motorisch und sensorisch deshalb, damit von vornherein der wesentliche Unterschied, der hier gegenüber den Verhältnissen der Leitung in den peripherischen Nerven obwaltet, angedeutet werde; die mehrfach gebrauchten Ausdrücke psychomotorisch und psychosensorisch

Mit diesen Ausdrücken sollen aber vorläufig weder Voraussetzungen über die Bedeutung jener Reizungs- und Ausfallserscheinungen, noch solche über die Function der betreffenden Rindengebiete verbunden werden. Für die Beantwortung der hier allein zu erörternden Frage nach der Endigung der verschiedenen Leitungsbahnen in der Großhirnrinde kommt es ja zunächst nur darauf an, mit welchen peripherischen Körperorganen die einzelnen Regionen der Rinde in einer functionellen Beziehung stehen, da im allgemeinen vorauszusetzen ist, dass diese durch irgend welche Nervenleitung vermittelt werde. Wie aber derartige functionelle Beziehungen zu denken seien, und in welcher Weise dabei die verschiedenen Rindengebiete theils wechselseitig, theils mit den niedrigeren Centraltheilen zusammenwirken, dies bleibt hier völlig außer Betracht. Als ein Gesichtspunkt, der auch für die Beurtheilung der Leitungsverhältnisse bedeutsam ist, mag jedoch schon hier hervorgehoben werden, dass mit Rücksicht auf die in den Centraltheilen vorliegenden verwickelten Verhältnisse von vornherein die Existenz mehrerer centromotorischer Gebiete für eine und dieselbe Bewegung und mehrerer centrosensorischer für ein und dasselbe Sinnesorgan möglich, und dass die Existenz von Rindengebieten, die centromotorische und centrosensorische Functionen in sich vereinigen, keineswegs ausgeschlossen ist. Die Nachweisung von Reizungs- und Ausfallserscheinungen kann also immer nur andeuten, dass die betreffende Stelle der Rinde mit den Leitungsbahnen der entsprechenden Muskel- oder Sinnesgebiete *in irgend einer Verbindung steht*, über die Art dieser Verbindung werden aber nur auf Grund einer umfassenden Untersuchung der Gesammtheit centraler Functionen Vermuthungen möglich sein. Die hierauf bezüglichen Fragen sollen darum erst im nächsten Capitel erörtert werden.

Gegenüber den in dem verschlungenen Verlauf der Leitungswege und den ungemein complexen Verhältnissen der centralen Functionen begründeten Schwierigkeiten der Beurtheilung fällt nun um so mehr die verhältnissmäßige Mangelhaftigkeit und Rohheit aller, auch der sorgfältigsten experimentellen Methoden ins Gewicht. Bei den Reizungsversuchen ist es niemals möglich, den Reiz local so zu beschränken, wie es für die Ermittelung der Leitungsbeziehungen distincter Rindengebiete wünschenswerth wäre. Dazu kommen die früher berührten eigenthümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der centralen Substanz, welche hier negative Erfolge

scheinen mir ungeeignet, weil sie an eine Betheiligung des Bewusstseins oder der seelischen Functionen denken lassen, welche mindestens hypothetisch ist. Insbesondere kommt hier in Betracht, dass auch manche nicht in der Hirnrinde gelegene Centraltheile, wie z. B. die Hirnganglien, ebenfalls in einem gewissen Grade jene Eigenschaften besitzen, die wir in dem oben definirten Sinne als centromotorische und centrosensorische bezeichnen.

beinahe zu Schlüssen unverwerthbar machen. Aus diesem Grunde hat man in der That mehr und mehr, und gewiss mit Recht, den Ausfallsversuchen einen überwiegenden Werth beizumessen begonnen und die Reizmethode fast ganz verlassen. Aber auch hier bietet sowohl die Ausführung der Versuche wie ihre Beurtheilung große Schwierigkeiten. Unmittelbar nach der Operation ist die Einwirkung auf das ganze Centralorgan meist eine so gewaltige, dass die Symptome gar keinen sicheren Anhalt geben, da sie möglicherweise von der Functionsstörung weit entfernter Hirnstellen herrühren können. Fast alle Beobachter sind darum allmählich dahin übereingekommen, die Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten und erst die später eintretenden und namentlich die bleibenden Symptome zu verwerthen. Trotzdem bleiben noch mannigfache Fehlerquellen möglich: entweder können, wie GOLTZ[1]) hervorhob, Hemmungswirkungen auf das ganze Centralorgan oder auf entfernte Gebiete, namentlich wenn die seit der Operation verstrichene Zeit kurz ist, noch andauern; oder es kann, wenn man eine längere Zeit verstreichen lässt, ein functioneller Ersatz durch andere Rindengebiete, eine stellvertretende Function, wie sie die pathologische Beobachtung am Menschen in zahlreichen Fällen zweifellos macht, stattgefunden haben; oder endlich, es kann im Gegentheil, wie LUCIANI[2]) bemerkte, eine durch die Rindenläsion gesetzte secundäre Degeneration tiefer gelegener Hirncentren eingetreten und dadurch der anfangs geringere Ausfall der Functionen verstärkt worden sein. Angesichts dieser großen Schwierigkeiten, bei denen Fehlerquellen verschiedenster Art und entgegengesetzter Richtung das Resultat trüben können, versteht es sich von selbst, dass einigermaßen sichere Schlüsse überhaupt nur auf eine große Zahl übereinstimmender Beobachtungen, bei denen alle einflusshabenden Momente sorgfältig berücksichtigt wurden, gezogen werden können. Dass auch dann noch diese Schlüsse oft nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit erreichen, ist unvermeidlich. Insbesondere werden dieselben eine größere Sicherheit in der Regel erst gewinnen, wenn die pathologische Beobachtung am Menschen zu übereinstimmenden Ergebnissen führt.

Centromotorische Stellen lassen sich mittelst elektrischer oder mechanischer Reizversuche, wie HITZIG und FRITSCH zuerst zeigten, leicht an der Großhirnoberfläche der Thiere nachweisen. In Fig. 61 sind am Gehirn des Hundes, von dem bis jetzt die zahlreichsten Versuche vorliegen, diejenigen Orte bezeichnet, für welche die Angaben der meisten

1) GOLTZ, PFLÜGER'S Archiv, XIII, S. 39.

2) LUCIANI und SEPPILLI, Die Functionslocalisation auf der Großhirnrinde. Deutsch von FRAENKEL. Leipzig 1886, S. 57, 153.

Beobachter wenigstens annähernd übereinstimmen [1]). Außer diesen an der Oberfläche gelegenen Stellen sind, wie LUCIANI fand, auch noch Rindenregionen der nämlichen Gegend, die in der Tiefe der Kreuzfurche verborgen sind, mechanisch erregbar; eine genauere Ortsbestimmung derselben ist jedoch wegen dieser verborgenen Lage unmöglich [2]). Die motorischen Stellen nehmen sämmtlich den vorderen Theil des Gehirns zwischen der Riechwindung und der Sylvischen Spalte ein, die Wirkung ihrer Reizung ist in der Regel eine gekreuzte; nur bei solchen Bewegungen, bei denen eine regelmäßige functionelle Verbindung beider Körperhälften besteht, wie bei den Kaubewegungen, den Augenbewegungen, pflegt sie bilateral einzutreten. Die Ausdehnung der reizbaren Stellen überschreitet selten einige Millimeter, und die Erregung der zwischen ihnen gelegenen Punkte ist bei schwachen Reizen von keinerlei sichtbaren Effecten begleitet. Bei stärkerer Reizung oder bei häufiger Wiederholung derselben treten allerdings auch von solchen ursprünglich indifferenten Stellen aus Zuckungen ein; es ist aber möglich, dass derartige Effecte theils von Stromesschleifen (bei elektrischer Reizung), theils von einer durch die vorangegangene Reizung entstandenen Steigerung der Erregbarkeit, theils aber auch von Empfindungen herrühren, da nun zuweilen deutliche Aeußerungen des Schmerzes aufreten. Entfernt man die Großhirnrinde an einer Stelle, die als centromotorisch erkannt ist, so bleibt gleichwohl die Wirksamkeit der Reize ungeändert [3]). Es ist demnach möglich, dass die Erscheinungen zum Theil durch die Erregung der Stabkranzfasern, die an den betreffenden Stellen endigen, verursacht werden.

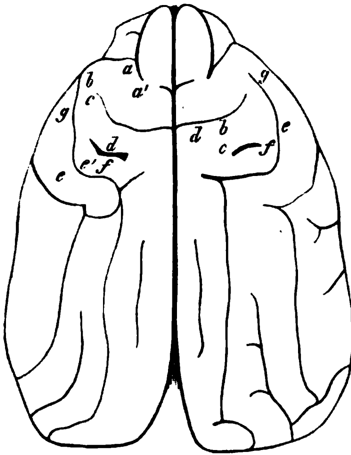


Fig. 61. Centromotorische Stellen an der Oberfläche des Hundegehirns, links theils nach FRITSCH und HITZIG, theils nach eigenen Beobachtungen; rechts sind zur Vergleichung einige der Resultate von FERRIER angegeben. *a* Nackenmuskeln. *a'* Rückenmuskeln. *b* Strecker und Adductoren des Vorderbeins. *c* Beuger und Pronatoren des Vorderbeins. *d* Muskeln der Hinterextremität. *e* Facialis. *e'* obere Facialisregion. *f* Augenmuskeln. *g* Kaumuskeln.

Schon die individuelle Variabilität in dem Verlauf der Furchen und

1) FRITSCH und HITZIG, Archiv f. Anatomie und Physiologie 1870, S. 300 ff. HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn. Berlin 1874, S. 42 ff. FERRIER, The functions of the brain. 2. edit. London 1886. Nach der 1. Aufl. übersetzt von OBERSTEINER. Braunschweig 1879. S. 159 ff.

2) LUCIANI, Arch. ital. de biologie, IX p. 268.

3) HERMANN, PFLÜGER's Archiv X, S. 77.

Windungen weist darauf hin, dass die Lage der centromotorischen Stellen sogar bei verschiedenen Thieren der nämlichen Species einige Schwankungen darbieten wird. In der That dürften manche der Widersprüche in den Angaben der Autoren hierauf zurückzuführen sein. Sogar an den beiden Hirnhälften eines und desselben Hundes fanden LUCIANI und TAMBURINI die übereinstimmenden Stellen etwas verschieden gelagert[1]). Noch größer sind natürlich die Abweichungen bei verschiedenen Rassen und Arten. Doch bleiben nicht nur, wie die Untersuchungen von FERRIER zeigen, bei verwandten Arten, wie z. B. bei dem Hunde, dem Schakal und der Katze, die Schwankungen der Lage verhältnissmäßig unbedeutend, sondern es findet sich auch bei den verschiedensten Säugethierordnungen, von den Nagern mit völlig ungefalteten Hemisphären an, dem Kaninchen, Meerschweinchen und der Ratte[2]), bis herauf zu den Primaten die Regel bestätigt, dass die erregbaren Stellen nur in den vorderen Theilen des Gehirns vorkommen, welche vor der Sylvischen Spalte oder Grube gelegen sind, und dass sie auch von diesem Gebiet nur einen verhältnissmäßig kleinen Theil einnehmen. Bei den Thieren mit entwickelter Riechwindung bildet die Riechfurche eine vordere Grenze, über welche niemals die erregbaren Stellen hinausreichen.

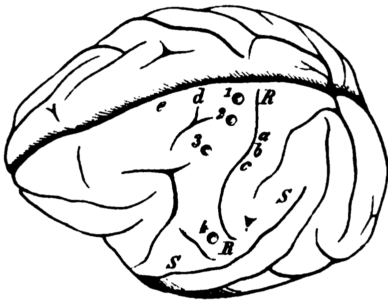


Fig. 62. Centromotorische Stellen an der Oberfläche des Affengehirns. 1 hintere, 2 vordere Extremität. 3 Facialis. 4 Kaumuskeln (nach HITZIG). a, b, c Bewegungen einzelner Finger. d Extension des Armes und der Hand. e Augenbewegungen (nach FERRIER). RR ROLANDOsche, SS Sylvische Spalte.

Ein besonderes Interesse bietet wegen der Aehnlichkeit des Gehirnbaues mit dem menschlichen die Aufsuchung der centromotorischen Punkte am Gehirn des Affen dar. Nach den von verschiedenen Beobachtern ausgeführten Reizversuchen finden sich hier die betreffenden Punkte auf die beiden Centralwindungen und den oberen Theil der hinteren und mittleren Stirnwindung, sowie auf die in der Tiefe der Hirnspalte des nämlichen Gebietes gelegenen Theile beschränkt[3]). Vor diesem Gebiete ist die Reizung erfolglos, hinter demselben erhält man zwar von vielen

1) Ric. sperim. sui centri psico-motori corticali. Reggio Emilia 1878. Ausführlicher Auszug in Brain, a Journal of neurology 1878, p. 529.

2) Vgl. FERRIER, Die Functionen des Gehirns, S. 172 ff. FÜRSTNER, Archiv f. Psychiatrie VI, S. 719. NOTHNAGEL, Archiv f. patholog. Anatomie, LVII, S. 184.

3) HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn, S. 126 ff. FERRIER, Die Functionen des Gehirns, S. 152 ff. SCHÄFER, in: Beiträge zur Physiologie, zu C. LUDWIG's 70. Geburtstag, von seinen Schülern. Leipzig 1887, S. 269 ff.

Stellen aus Muskelzuckungen, die aber nach den Resultaten der Exstirpationsversuche wahrscheinlich als Empfindungsreactionen zu deuten sind. In Fig. 62 zeigen die mit Ziffern bezeichneten Punkte die Lage der Stellen, welche HITZIG am Gehirn eines Affen (Inuus Rhesus) reizbar fand, mit den zugehörigen Muskelgebieten. Die Versuche von FERRIER stimmen in Bezug auf diese Punkte ziemlich gut überein; einige weitere von dem letzteren aufgefundene Punkte sind außerdem mit Buchstaben in die nämliche Abbildung eingetragen. Es fehlen in der Figur reizbare Punkte für die Muskulatur des Rumpfes: sie sind nach den Versuchen von HORSLEY und SCHÄFER in der Tiefe der medianen Hirnspalte, unmittelbar angrenzend an die Centren für die Hinterextremität, gelegen[1].

Selbstverständlich können die Ergebnisse der Reizungsversuche niemals beweisen, dass außer den durch sie nachgewiesenen centromotorischen Stellen nicht noch andere von derselben Function existiren, denen aber aus irgend welchen Gründen die directe elektrische oder mechanische Erregbarkeit mangelt. Hier treten daher die Ausfallserscheinungen, die man nach Exstirpation beschränkter Theile der Hirnrinde beobachtet, ergänzend ein. Die Resultate solcher Versuche sind in der That in doppelter Beziehung abweichend von den Ergebnissen der Reizung. Erstens zeigen sie, dass die Entfernung eines reizbaren Feldes in der Regel auch Bewegungsstörungen in anderen Muskelgruppen zur Folge hat, die durch Reizung des Feldes nicht erregt worden waren. So erzeugt z. B. Exstirpation des Feldes *d* in Fig. 61 mit der Lähmung des Hinterbeins zumeist paralytische Erscheinungen am Vorderbein, und umgekehrt Exstirpation des Feldes *c* theilweise Paralyse des Hinterbeins; Zerstörung der Nacken- und Rumpfcentren *a a'* versetzt die beiden Extremitäten in Mitleidenschaft, u. s. w. Doch ist dabei stets die Paralyse der reizbaren Stelle eine vollständigere, als die der mitergriffenen. Sodann können zweitens Exstirpationen solcher Rindenstellen, welche Reizen gegenüber unwirksam bleiben, ebenfalls Lähmungserscheinungen hervorbringen, und zwar gilt dies nicht bloß von Rindenstellen, die unmittelbar zwischen den reizbaren in der erregbaren Zone gelegen sind, sondern auch von solchen entfernterer Lage. Auf diese Weise zeigt sich der ganze Stirnlappen, der vordere Theil des Scheitellappens und sogar noch der obere Theil der Schläferegion centromotorisch wirksam. Nur die Occipital- und der untere größere Theil der Temporalgegend lassen sich entfernen, ohne dass

1) Auf dem die Bogenwindung oben begrenzenden Windungszug, dem s. g. Gyrus marginalis, der sich vom Vorzwickel (*Hc* Fig. 33 S. 67) bis zur vordern Grenze der motorischen Region erstreckt. Auch die Centren für die einzelnen Muskelgruppen der beiden Extremitätenpaare sind von HORSLEY und SCHÄFER auf Grund ihrer Reizversuche specieller localisirt worden. Vgl. hierüber SCHÄFER a. a. O.

motorische Ausfallserscheinungen auftreten. Die Fig. 63 veranschaulicht diese Verhältnisse am Gehirn des Hundes. Das ganze centromotorische Gebiet ist dunkel punktirt; zugleich wird durch die Größe und Dichtigkeit der Punkte die Intensität der nach der Exstirpation der betreffenden Zone immer gekreuzt auftretenden Ausfallserscheinungen angedeutet[1]). Die Art und Weise dieser Störungen, namentlich die Regelmäßigkeit, mit der bei Exstirpation bestimmter Stellen auch bestimmte Muskelgruppen ergriffen werden, macht es nicht wahrscheinlich, dass es sich bei den Erfolgen an nicht-reizbaren Regionen etwa um vorübergehende hemmende Wirkungen handelt, die von der zerstörten auf andere unversehrt gebliebene Stellen sich fortpflanzen, und die, als bloße Operationswirkungen, keinen Aufschluss über die Function der weggenommenen Theile geben würden. Wohl aber ist es schwerlich bedeutungslos, dass keineswegs alle Rindengebiete, die wir nach den Ausfallserscheinungen als centro-

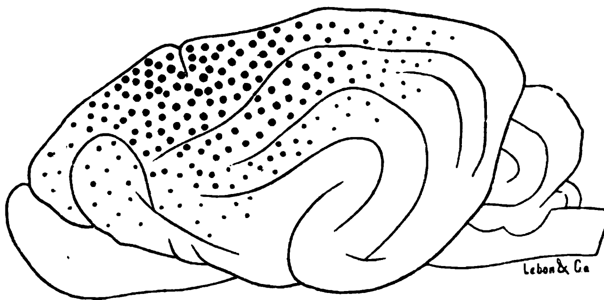


Fig. 63. Centromotorisches Gebiet auf der Großhirnoberfläche des Hundes. Nach Luciani.

motorisch wirksam ansehen müssen, zugleich motorisch erregbar sind, sondern dass die letztere Eigenschaft sich auf enger begrenzte Zonen beschränkt. Vielmehr dürfte dieser Unterschied darauf hinweisen, dass die erregbaren Zonen mit den peripherischen Leitungsbahnen in einer näheren Verbindung stehen als die übrigen, deren centromotorischer Einfluss erst durch die Functionshemmung, die ihre Entfernung herbeiführt, nachgewiesen werden kann. Für die Beurtheilung der centromotorischen Ausfallserscheinungen ist es übrigens beachtenswerth, dass sie keineswegs in vollständigen Muskellähmungen bestehen. Im allgemeinen erscheint nur die willkürliche Bewegung gehemmt, während sich die betreffenden Muskeln auf Reizung geeigneter Hautstellen noch reflectorisch verkürzen

---

1) Luciani und Seppilli, Die Functionslocalisation auf der Großhirnrinde, S. 289 ff. Hitzig, Berliner klinische Wochenschrift, 1886, S. 663.

und bei der Bewegung anderer Muskelgruppen in Mitbewegung gerathen können. Alle Ausfallssymptome sind ferner, so lange nicht beträchtliche Theile der Rindenoberfläche beider Hemisphären hinweggenommen sind, nicht dauernd; nach Tagen oder Monaten pflegt sich ein vollkommen normales Verhalten der Thiere wieder herzustellen, und dies geschieht um so schneller, einen je geringeren Umfang das verloren gegangene Rindengebiet besitzt[1]).

Die Nachweisung der centrosensorischen Stellen der Großhirnoberfläche kann bei Thieren mit zureichender Sicherheit nur mit Hülfe der Ausfallserscheinungen geschehen, die nach Exstirpation bestimmter Rindengebiete eintreten. Theils wegen dieser Beschränkung der Methode, theils und vorzüglich aber wegen der misslicheren Beurtheilung von Empfindungssymptomen hat hier die Untersuchung mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Ist es auch verhältnissmäßig leicht, die Existenz von Empfindungsstörungen in irgend einem Sinnesgebiete zu constatiren, so ist doch die Beurtheilung der Art und des Umfangs solcher Störungen nothwendig immer da eine unvollkommene, wo wir, wie in diesem Fall, ganz und gar auf die objective Beobachtung beschränkt bleiben.

In doppelter Beziehung scheinen die durch Exstirpationen an der Hirnrinde hervorgerufenen Empfindungsstörungen den vorhin besprochenen motorischen Lähmungen zu gleichen: erstens sind die den einzelnen Sinnesgebieten zugeordneten Rindenregionen offenbar nicht scharf umschrieben, sondern sie umfassen stets größere Hirntheile und greifen darum mannigfach in einander über; und zweitens bestehen die Störungen niemals in einer dauernden Aufhebung der Empfindung, sondern, wenn der entstandene Verlust einen geringeren Umfang hat, so können sie sich vollständig ausgleichen; wenn er einen größeren Theil der Rinde trifft, so bleiben zwar dauernde Störungen bestehen, diese äußern sich aber vielmehr in einer unrichtigen Auffassung der Sinneseindrücke, als in einer absoluten Unempfindlichkeit für dieselben. So weichen Hunde nach völliger Zerstörung des Sehcentrums noch Hindernissen aus, und nach Beseitigung des Hörcentrums reagiren sie auf plötzliche Schalleindrücke, aber sie vermögen nicht mehr bekannte Objecte oder zugerufene Worte zu erkennen. Sie halten z. B. ein in den Weg gelegtes weißes Papier für ein Hinderniss, das sie umgehen, oder sie verwechseln Korkstücke mit Fleischstücken, mit denen man jene untermengt hat[2]). Alle diese Erscheinungen weisen darauf hin, dass die Functionen der Wahrnehmung

1) Vergl. hierüber bes. GOLTZ, PFLÜGER's Archiv XXXIX, S. 459 ff.

2) GOLTZ, PFLÜGER's Archiv XXVI, S. 170 ff., XXXIV, S. 487 ff. LUCIANI und SEPPILLI a. a. O. S. 50 ff.

in solchen Fällen aufgehoben oder gestört sind, dass aber die Entfernung der centrosensorischen Gebiete keineswegs irgendwie der Ausrottung der peripherischen Sinnesorgane äquivalent ist. In einer Beziehung scheinen übrigens die Endigungen der sensorischen von denen der motorischen Leitungsbahnen abzuweichen: während die Bewegungsstörungen auf eine totale Kreuzung der Bewegungsnerven hinweisen, sind, wenigstens bei den Specialsinnen, die Störungen stets doppelseitig, was auf partielle Kreuzungen im Gesammtverlauf der Nervenbahnen schließen lässt.

Die Figg. 64, 65 und 66 stellen hiernach die ungefähre Ausdehnung des Seh-, Hör- und Riechcentrums dar. Die Dichtigkeit der Punkte deutet wieder die Intensität der nach Ausrottung der betreffenden Rindenstelle folgenden Störungen an, wobei die schwarzen Punkte den gekreuzten, die hellen den ungekreuzten Ausfallserscheinungen entsprechen. Man sieht unmittelbar, dass alle drei Sinnessphären in einander greifen, dass aber die centrale Region einer jeden eine eigenthümliche ist. Die Sehsphäre nimmt hauptsächlich den Hinterhauptslappen ein, erstreckt sich außerdem über einen Theil des Scheitellappens, und wahrscheinlich nimmt auch das Ammonshorn an derselben Theil, den Schläfelappen dagegen lässt sie fast ganz frei. Die Hörsphäre hat in diesem letzteren ihr Centrum, von dem sie sich zum Theil über den Scheitellappen sowie die Bogenwindung und das Ammonshorn zu erstrecken scheint. Endlich die Riechsphäre breitet sich um die Riechwindung als ihr Hauptcentrum aus. Neben ihr scheinen namentlich Hakenwindung und Ammonshorn einen reichlichen Antheil der Olfactoriusbahn aufzunehmen, indess nur geringe Antheile auf die Scheitelregion kommen. Während in der Seh- und Hörsphäre jedenfalls die gekreuzten Fasern überwiegen, scheinen im Olfactoriusgebiet die ungekreuzten die Mehrzahl zu bilden.

Eine Geschmackssphäre ist bis jetzt nicht mit Sicherheit aufgefunden. Nach Versuchen an Kaninchen soll sie an den einander zugekehrten Flächen der Medianspalte im vorderen Theil des Scheitellappens liegen und bis an die Hirnbasis sich ausbreiten[1]). Dagegen nimmt das Gebiet, dessen Zerstörung den Tastsinn und die Bewegungsempfindungen alterirt, die sich beide bei diesen Symptomen nicht von einander trennen lassen, einen weiten Raum auf der convexen Oberfläche des Gehirns ein. Dasselbe hat am Gehirn des Hundes seinen Mittelpunkt in der vorderen Scheitelregion und erstreckt sich von da über den ganzen Stirntheil und nach hinten und unten bis an die Grenze des Occipital- und des Schläfelappens. Das centrosensorische Gebiet des Tastsinns hat also anscheinend genau die nämliche

1) SCHTSCHERBACK, Physiol. Centralbl. V. 1891, S. 289 ff.

Ausdehnung, wie das centromotorische der gesammten Körpermuskulatur, und es kann daher durch das schon benutzte Schema der Fig. 63 eben-

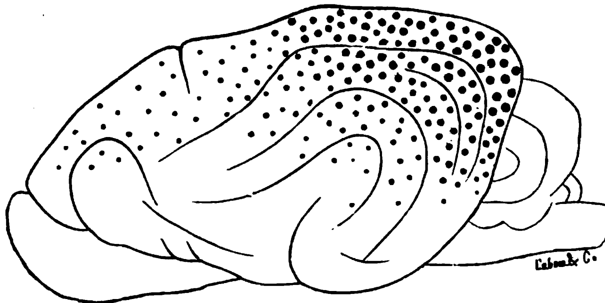


Fig. 64. Sehcentrum des Hundes. Nach LUCIANI.

falls dargestellt werden. Diese Coincidenz lässt es möglich erscheinen. dass in Bezug auf die einzelnen Körperregionen für die Empfindungen

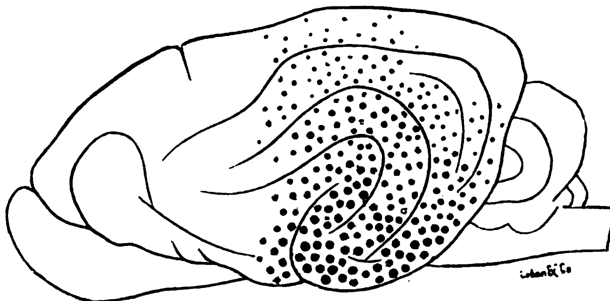


Fig. 65. Hörcentrum des Hundes. Nach LUCIANI.

eine ähnliche Vertheilung in übereinandergreifenden kleineren Centren stattfinden werde, wie für die Bewegungen. Uebrigens gleichen die nach

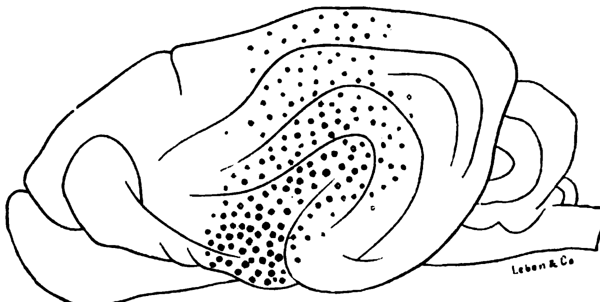


Fig. 66. Riechcentrum des Hundes. Nach LUCIANI.

Abtragung der Tastsphäre entstehenden Ausfallserscheinungen durchaus den bei den Specialsinnen geschilderten darin, dass immer nur die Störung

der Wahrnehmung, niemals aber die im Anfang zuweilen vorhandene völlige Empfindungslähmung einen dauernden Charakter besitzt.

Die Frage nach der Natur der Rindenfunctionen ist in der obigen Darstellung nur insoweit berührt worden, als sie mit dem Problem der Endigung der Leitungsbahnen in der Großhirnrinde in Beziehung steht. Jene Frage selbst kann erst im nächsten Capitel, bei der Besprechung der gesammten centralen Functionen, zur Erörterung kommen. Auch in dieser Beschränkung sind jedoch die physiologischen Versuche über die Localisation der centromotorischen und centrosensorischen Bahnen ein noch immer vielfach umstrittenes Gebiet, wenn auch nicht zu verkennen ist, dass die zwischen der Hypothese der scharf umschriebenen Localisation und der Leugnung jeder localen Scheidung mitten inne liegenden Vorstellungen, wie sie im allgemeinen im Vorangegangenen ihren Ausdruck fanden, allmählich das Uebergewicht erlangt haben. Es mag sein, dass schließlich die einzelnen motorischen Gebiete etwas enger oder etwas umfassender anzusetzen sind, als oben angenommen wurde, die Grundvoraussetzung, dass die Functionsherde um bestimmte enger umschriebene Centren sich ausbreiten, und dass sie zugleich vielfach in einander eingreifen, hat sich mehr und mehr bei den unbefangenen Beobachtern als die wahrscheinlichste herausgestellt. Mit besonderer Energie hat Goltz der Annahme scharf umschriebener Localisationen widersprochen. Seine Arbeiten[1]) haben das Verdienst, dass sie sowohl durch ihren eigenen Inhalt wie durch die anderweitigen Prüfungen, die sie herausforderten, zur Klärung der Anschauungen vieles beitrugen. Die Resultate, zu denen Goltz in seinen späteren Arbeiten gelangt ist, stehen aber mit den Ergebnissen der meisten anderen Beobachter nicht mehr in wesentlichem Widerspruch, und eine gewisse Ungleichheit der centralen Vertretungen, die in ihren allgemeinen Zügen der oben dargelegten gleicht, nimmt nun auch Goltz an. Anderseits haben Hitzig[2]) und Ferrier[3]), von denen letzterer namentlich früher eine engere Localisation behauptete, sich in neuerer Zeit ebenfalls im Sinne einer unbestimmteren Begrenzung ausgesprochen[4]).

Liegt hierin eine gewisse Bestätigung der durch die Reizversuche gewonnenen Resultate, so ist dagegen die Beweiskraft der letzteren selbst von Hermann bestritten worden. Derselbe fand nämlich, dass nach Zerstörung der Rinde noch bis in ziemlich beträchtliche Tiefe die Reizerfolge eintraten, und er glaubte daher, dass bei allen Reizversuchen möglicher Weise Stromesschleifen auf tiefer liegende Theile Täuschungen veranlassten[5]). Hiergegen spricht aber die locale Beschränkung der durch schwache Reize erregbaren Gebiete, während es anderseits wohl verständlich ist, dass die an einer Rindenstelle endigenden Stabkranzfasern noch auf eine gewisse Strecke mit dem Reiz in die Tiefe verfolgt werden können. Ein Zeugniss für die directe Reizung der Rinde scheint ferner darin zu liegen, dass, wie Franck und Pitres[6]) fanden und Bubnoff

1) Ueber die Verrichtungen des Großhirns, Abh. I—VII. Pflüger's Archiv 1876—92.
2) Arch. f. Psychiatrie XV, S. 270 ff. Berliner klinische Wochenschrift, 1886, S. 663.
3) The functions of the brain. 2. édit.
4) Vgl. zur selben Frage auch Paneth, Pflüger's Archiv XXXVII, S. 523 ff.
5) Pflüger's Archiv X, S. 84.
6) Soc. de biologie, 22 Déc. 1877.

und HEIDENHAIN[1]) bestätigten, bei Reizung der Rinde die Zeit der Latenz der Erregung größer ist, als nach Abtragung derselben.

In Bezug auf die Lage der centrosensorischen Stellen hält namentlich HERMANN MUNK auf Grund zahlreicher Versuche an Hunden und Affen noch immer an einer strengeren Localisation fest, wobei er zugleich Rindengebiete, in denen die Sinnesnervenfasern direct endigen, von solchen, in denen die Empfindungen zu Wahrnehmungen erhoben werden, glaubt trennen zu können[2]). Die durch die Vernichtung der ersteren gesetzten Erscheinungen belegt er bei den zwei höheren Sinnen mit dem Namen der Rindenblindheit und Rindentaubheit; die Störungen, die der Exstirpation der Centren zweiter Art folgen, mit denen der Seelenblindheit und Seelentaubheit. Bei Hunden umfasst nach MUNK der nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene, von den Scheitelbeinen bedeckte Abschnitt des Gehirns, bei Affen die gesammte Oberfläche des Occipitallappens das Sehcentrum (*A* Fig. 67 u. 68). Dieses Sehcentrum soll dann wieder in einen central gelegenen Theil (*A'* Fig. 67) und in einen diesen von allen Seiten umgebenden peripherischen Theil (*A*) zerfallen. Der erstere soll einerseits der Stelle des deutlichsten Sehens im gegenüberliegenden Auge entsprechen, anderseits aber auch die Elemente enthalten, in denen Erinnerungsbilder deponirt werden. Seine Zerstörung bewirke daher gleichzeitig Verlust des deutlichen Sehens und der richtigen Auffassung der Empfindungen. Der peripherisch gelegene Theil *A* dagegen habe nur die Bedeutung eines Retinacentrums, und zwar soll jeder Punkt correspondirenden Punkten beider Netzhäute zugeordnet sein, wobei eine Hirnhälfte den gleichseitigen Retinahälften der zwei Augen entspreche. Exstirpirt man daher einen Occipitallappen, so wird der Affe hemianopisch: er ist blind für alle die Bilder, welche auf die gleichseitige Retinahälfte fallen. Bei Hunden ist das Verhältniss der Gebiete *A'* und *A* ein ähnliches; dagegen soll in *A* die Zuordnung eine solche sein, dass der centralen Sehfläche jeder Gehirnhälfte der kleinere laterale Abschnitt der gleichseitigen und der größere mediale Abschnitt der ungleichseitigen Retina entspricht: die Exstirpation der rechten centralen Sehfläche bewirke also hier Erblindung des äußersten Randes der rechten Netzhaut und der ganzen linken Netzhaut mit Ausnahme des äußersten Randes derselben. Diese Vertheilung gleicht, wie man sieht, ganz und gar derjenigen, die bereits im Mittelhirn in Folge der im Chiasma eingetretenen partiellen Kreuzungen nachzuweisen ist[3]). Auch durch locale elektrische Reizung glaubt MUNK diese Ergebnisse der Exstirpationsversuche bestätigt zu finden, indem solche Reizungen regelmäßig Augenbewegungen veranlassen, die von MUNK als durch Lichtempfindungen erzeugte Fixationsbewegungen gedeutet werden[4]). So bewirkt Reizung des hintern Theils der Sehsphäre Aufwärtsbewegung, solche des vordern Theils

1) PFLÜGER's Archiv XXVI, S. 137.

2) H. MUNK, Ueber die Functionen der Großhirnrinde. Berlin 1881. Weitere Mittheilungen ebend. 1890. Sitzungsber. der Berliner Akad. 1883—90.

3) Vgl. S. 130.

4) MUNK, Sitzungsber. der Berliner Akad. 1890. OBEGIA, DU BOIS-REYMOND's Archiv 1890, S. 206 ff. Im wesentlichen übereinstimmende Ergebnisse erhielt E. A. SCHÄFER, Proc. of the Roy. Soc. 1887, p. 408, und bei niederen Wirbelthieren (Fischen, Amphibien, Vögeln) J. STEINER, PFLÜGER's Archiv L., S. 603 ff. STEINER beobachtete bei Tauben und Kaninchen auch Kopfbewegungen in einem den Augenbewegungen entsprechenden Sinne.

Abwärtsbewegung des Auges, während bei der Reizung der Mitte A' das Auge in Ruhe bleibt oder nur ganz geringe Convergenzbewegungen ausführt. Demnach scheint sich die Reizung des hinteren Sehsphärengebiets ganz ebenso wie

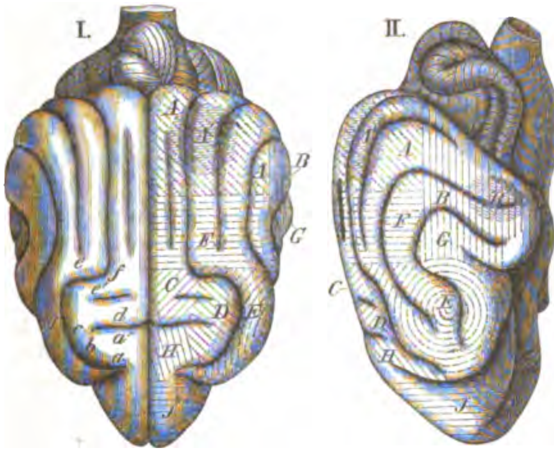


Fig. 67. Centrosensorische Regionen an der Oberfläche des Hundegehirns nach Munk. I Ansicht von oben. II Seitenansicht der linken Hirnhälfte. *A* Sehsphäre, *A'* centrale Region derselben. *B* Hörsphäre, *B'* Region für die Perception articulirter Laute. *C—J* Tastsphäre. *C* Vorderbeinregion. *D* Hinterbeinregion. *E* Kopfregion. *F* Augenregion. *G* Ohrregion. *H* Nackenregion. *J* Rumpfregion. *a—g* motorisch erregbare Stellen. (Siehe die Erklärung zu Fig. 64.)

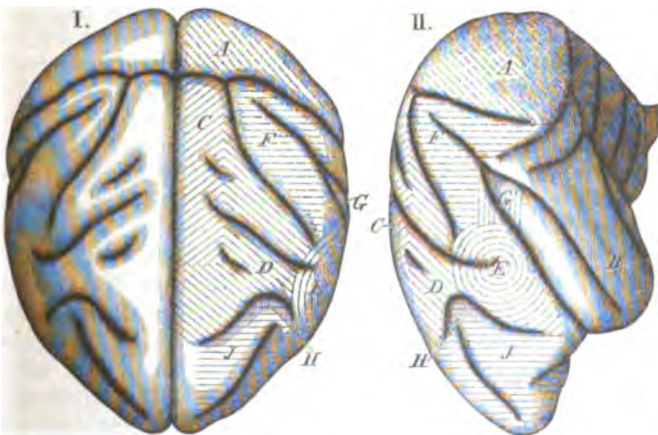


Fig. 68. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Affengehirns. Die Bedeutung der Bezeichnungen ist dieselbe wie in Fig. 67.

die des unteren Retinaabschnitts, die des vorderen, wie die des oberen, die der Mitte A' aber wie die der Fovea centralis zu verhalten, da jede im indirecten Sehen erfolgende Lichterregung eine Bewegung erzeugt, durch die ein entsprechend gelegener äußerer Lichtreiz auf das Retinacentrum über-

geführt wird [1]). Aehnliche Augenbewegungen konnte A. SCHÄFER auch bei Reizung eines bestimmten Punktes der Tastsphäre der Großhirnrinde beobachten. Ebenso sah BAGINSKY bei Reizung der Hörsphäre des Hundes Bewegungen der Ohrmuschel und zuweilen Augenbewegungen eintreten [2]). Den Charakter dieser nach Reizung centraler Sinnesflächen eintretenden Bewegungen kann man in zweifacher Weise deuten: entweder sieht man in ihnen Reflexe, welche in den motorischen Nervenkernen oder in den Mittelhirncentren ausgelöst werden, oder man betrachtet sie als Reizbewegungen, die in den der Leitung der Willensbewegungen entsprechenden Bahnen verlaufen [3]). Für die letztere Ansicht spricht der Umstand, dass für die Reflexübertragung in den Mittelhirncentren besondere Organe existiren, die nach der Ausschaltung der Hirnrinde noch vollkommen ungestört functioniren. (Vgl. Cap. V, 3.) An das Sehcentrum grenzen außen und unten die Centralapparate des Gehörsinnes an. Das Gebiet, dessen Exstirpation nach MUNK beim Hunde Aufhebung der Gehörsempfindungen verursachen soll, liegt am lateralen Rande des Scheitellappens und im ganzen Schläfelappen, beim Affen nimmt es nur den letzteren, der bei den Primaten stärker entwickelt ist, ein (*B*). Die Zerstörung einer in der Mitte dieses Gebiets liegenden begrenzteren Sphäre *B'* (Fig. 67, II) soll bei Erhaltung der umgebenden Theile nur die Wahrnehmung articulirter Laute aufheben, sogenannte Seelentaubheit verursachen, wogegen völlige Taubheit nach der Entfernung der ganzen Region *B* eintrete. Bei den Centren des Tastsinnes nimmt MUNK ebenfalls eine Scheidung der verschiedenen Functionsgebiete an. So verlegt er die Tast- und Bewegungsempfindungen des Auges in eine Region, welche die Gesichtssphäre unmittelbar nach vorn begrenzt (*F*); ähnlich ist nach ihm das Lageverhältniss des Hautcentrums der Ohrregion zu der centralen Gehörsfläche. Nach vorn folgen dann nach einander die übrigen Centralgebiete des allgemeinen Tastsinnes: die Vorderbein-, Hinterbein- und Kopfregion (*C*, *D*, *E*), endlich die Nacken- und Rumpfregion (*H*, *J*). Diese Regionen fallen, übereinstimmend mit den Befunden von LUCIANI, mit denjenigen Stellen zusammen, die wir oben als centromotorische für die nämlichen Körpertheile kennen gelernt haben. Um dies zu veranschaulichen, wurden auf die rechte Hälfte des in der oberen Ansicht abgebildeten Hundegehirns in Fig. 67, I die motorischen Stellen aus Fig. 61 (S. 152) übertragen. Hiernach fallen: der motorische Punkt für die Nackenmuskeln *a* in MUNK's »Fühlsphäre« des Nackens *H*, die motorischen Punkte *b* und *c* für die Vorderbeine in die Fühlsphäre derselben *C*; ebenso verhalten sich für die Hinterextremität *d* und *D*, für Muskulatur und Tastsinn des Auges *f* und *F*, die Centren des Facialis und der Kaumuskulatur *e* und *g* und die Hautregion des Kopfes *E*. Der einzige Punkt, für welchen dieser Zusammenhang nicht zutrifft, ist das Rückencentrum *a'*, dessen Lage in der Tastsphäre des Rumpfes *J* erwartet werden müsste.

Alle diese Angaben haben jedoch mehrfachen Widerspruch erfahren. Nach den Ergebnissen anderer Beobachter kann wohl angenommen werden, dass die Hauptgebiete der Großhirnrinde, welche mit den Leitungsbahnen des Gesichts-, Gehörs- und Tastsinns in nächster Beziehung stehen, von MUNK im

---

1) Ueber die Beziehungen der Augenbewegungen zu den Netzhautempfindungen vergl. Cap. XIII, 2.

2) BAGINSKY, Archiv f. Physiol. 1891, S. 227 ff.

3) M. KNIES, Archiv für Augenheilkunde, XXII, S. 19 ff.

allgemeinen richtig, wenngleich wahrscheinlich etwas zu eng, umgrenzt worden sind, wogegen die näheren localen Beziehungen, namentlich aber die Unterscheidungen zwischen sogenannten Rinden- und Seelencentren als höchst problematisch bezeichnet werden müssen. Abgesehen von der Bedenklichkeit der physiologischen und psychologischen Voraussetzungen, welche dieser centralen Functionstrennung zu Grunde liegen, widersprechen die von andern Beobachtern ermittelten Thatsachen besonders in zwei Punkten den MUNK'schen Folgerungen. Erstens ist es offenbar nicht richtig, dass die Entfernung irgend eines Rindengebietes totale Erblindung oder absolute Unempfindlichkeit für Schallreize beim Thiere zur Folge hat. Denn mehrfache Beobachtungen beweisen, dass selbst nach Wegnahme der ganzen Hirnrinde Kaninchen und sogar Hunde noch auf Licht- und Schalleindrücke zweckmäßig reagiren, indem sie in den Weg gestellten Hindernissen ausweichen, zusammengesetzte Ausdrucksbewegungen ausführen u. dergl.[1]. Zweitens entsprechen die nach Rindenzerstörungen zurückbleibenden Symptome in allen Fällen der von MUNK so genannten Seelenblindheit; sie sind, wie sich GOLTZ ausdrückt, Symptome von »Hirnschwäche«, niemals aber ist die Entfernung eines Rindengebiets der Zerstörung des peripherischen Sinnesorganes oder eines Theiles desselben äquivalent[2]. Nach der Vermuthung LUCIANI's beruhen die von MUNK längere Zeit nach der Operation beobachteten tieferen Sinnesstörungen vielleicht auf einer Fortpflanzung der absteigenden Degeneration in die niedrigeren Centren der Seh- und Vierhügel. Speciell die Beziehungen bestimmter Theile der Sehsphäre zu einzelnen Regionen des binocularen Sehfeldes sind jedoch auch von anderer Seite in beschränkterer Weise, nämlich als vorübergehende Erscheinungen, die sich längere Zeit nach der Operation wieder ausgleichen, bestätigt worden, wobei nur die Frage, ob eine totale oder, wie MUNK annimmt, eine bloß partielle Kreuzung besteht, noch eine offene ist[3].

Die Störungen, die in Folge von Läsionen der Großhirnrinde des Menschen zur Beobachtung kommen, können ebenfalls sowohl in Reizsymptomen wie in Ausfallssymptomen bestehen. Die ersteren, die bald als epileptiforme Zuckungen, bald als hallucinatorische Erregungen auftreten, sind hier für die Frage der Localisation der Functionen schon deshalb in geringerem Maße verwerthbar, weil sie nur selten örtlich beschränkte Erkrankungen der Hirnrinde begleiten[4]. Auch die Ausfalls-

---

1) CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns. Berlin 1885. S. 31 ff. GOLTZ, PFLÜGER's Arch. LI S. 570 ff.

2) GOLTZ, PFLÜGER's Archiv XXXIV, S. 459, 487 ff. CHRISTIANI a. a. O. S. 138 ff.

3) FERRIER, Brain 1881, p. 456, 1884, p. 139. LOEB, PFLÜGER's Archiv XXXIV, S. 88 ff. LUCIANI und SEPPILLI S. 145. Vgl. über einige andere Versuchsergebnisse SCHOEN in HERMANN und SCHWALBE, Jahresber. f. Physiol., 1888, S. 130 f., 1890 S. 185 f. Für eine mindestens vorwiegend gekreuzte Verbindung sprechen auch die Veränderungen im elektromotorischen Verhalten der Occipitalrinde, die A. BECK bei Lichtreizung des Auges der entgegengesetzten Seite beobachtete, Centralbl. f. Physiol. 1890, S. 478. Vgl. ebend. v. FLEISCHL, S. 537, GOTCH und HORSLEY S. 649.

4) FERRIER, Die Localisation der Hirnerkrankungen, übers. von PIERSON. Braunschweig 1880, S. 108. H. DE BOYER, Études cliniques sur les lésions corticales, Paris 1879, p. 109. LUCIANI und SEPPILLI a. a. O. S. 336 ff. Die pathologisch-anatomischen Befunde stehen in diesen Fällen in Bezug auf die Localisationsfragen im all-

symptome sind von um so größerem Werth, je beschränkter sie auftreten, und sie müssen überdies von der im Anfang der Störung selten fehlenden Beeinträchtigung umgebender Theile sowie von den später sich geltend machenden Erscheinungen der Wiederherstellung der Function sorgfältig gesondert werden[1]. Eine große Zahl von Beobachtungen, die unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse gesammelt sind, führt nun zu dem übereinstimmenden Ergebniss, dass die Stellen, durch deren Läsion motorische Lähmungen herbeigeführt werden, in einem verhältnissmäßig kleinen Gebiet der Großhirnrinde, nämlich in den beiden Centralwindungen, zu denen vielleicht noch die daran angrenzenden obersten Theile der drei Frontalwindungen hinzukommen, vereinigt sind[2]. Den Centralwindungen ist in dieser Beziehung die auf der Medianfläche sichtbare Uebergangswindung zwischen denselben, der sogenannte lobus paracentralis, zuzurechnen (P Fig. 70). Dagegen bleiben die Körperbewegungen vollkommen ungestört bei Zerstörungen der Rinde des Schläfe- und Hinterhauptslappens, sowie der vorderen Regionen des Stirnlappens. Die Lähmungen erfolgen fast immer gekreuzt, und sie bestehen in einer Aufhebung oder Störung des Willenseinflusses auf die Muskeln, zu der sich später häufig dauernde

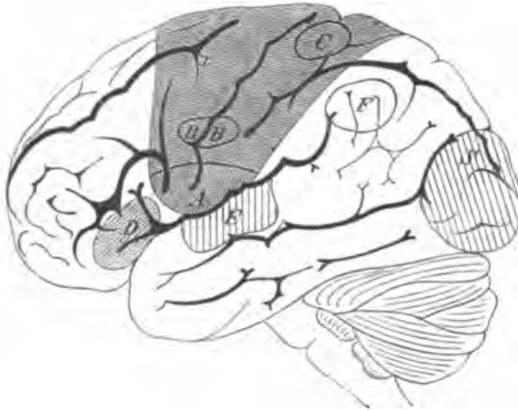


Fig. 69. Centromotorische Stellen und Sprachcentren von der Hirnoberfläche des Menschen (linke Hemisphäre). *A* Facialis- und Hypoglossusgebiet. *B* Armmuskulatur. *C* Beinmuskulatur. *x* Gebiet, dessen Verletzung Lähmung in den Ober- und Unterextremitäten herbeiführt. *D* motorisches Sprachcentrum. *E* sensorisches Sprachcentrum. *S* Sehcentrum.

---

gemeinen in Uebereinstimmung mit den bei örtlich beschränkten Lähmungen erhaltenen Resultaten. Doch pflegen die Reizsymptome bei der s. g. Rindenepilepsie leichter auf die Muskelgebiete benachbarter Centren überzugreifen.

1) Vgl. über die hier erforderlichen Kriterien Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, Einleitung.

2) Charcot et Pitres, Revue mensuelle de méd. et de chir. 1877, 1878 und 1879. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 438 ff. H. de Boyer, Études cliniques sur les lésions corticales. Paris 1879. Der letztgenannte Autor hat zugleich durch eine Zusammenstellung solcher Rindenläsionen, bei denen keine motorische Störung beobachtet wurde, gezeigt, dass dieses in Bezug auf die Bewegung latente Gebiet mit der gesammten außerhalb der motorischen Regionen gelegenen Rindenoberfläche zusammenfällt (a. a. O. p. 40—79).

Contracturen in Folge der Wirkung nicht gelähmter Muskeln hinzugesellen [1]). Eine nähere Localisation in Bezug auf die einzelnen Muskelgebiete ist bis jetzt noch nicht vollständig gelungen. Weitaus die meisten Beobachtungen stimmen darin überein, dass dem Facialis und Hypoglossus das untere, dem Arm das mittlere Drittel der beiden Centralwindungen, dem Bein dagegen das obere Drittel der hintern Centralwindung sowie das Paracentralläppchen entspricht. Außerdem wurden aber bei Verletzungen des letzteren sowie des oberen Drittels der vorderen Centralwindung und des ihr benachbarten Frontalgebiets Lähmungen beobachtet, die beide Extremitäten ergriffen hatten [2]). In Fig. 69 und 70 ist dieses ganze motorische Gebiet der Hirnoberfläche des Menschen durch quere Schraffirung ausgezeichnet, und es sind in Fig. 69 zugleich diejenigen einzelnen Centralfelder, die bis jetzt mit einiger Sicherheit zu trennen waren, durch die Buchstaben *A*, *B* und *C* angedeutet. Diese letzteren sind an Stellen angebracht, bei deren Verletzung eine isolirte Lähmung der betreffenden Muskelgruppen beobachtet wurde, während Erkrankungen anderer Stellen, wie x, in der Regel combinirte Lähmungen herbeiführen. Aus der Lage der Stellen *A*, *B* und *C* geht zugleich hervor, dass einerseits Lähmungen von Arm und Bein, sowie anderseits Lähmungen von Arm und Antlitz leicht zusammen vorkommen können, dass aber nicht leicht Bein und Antlitz gelähmt sein werden, während der Arm frei bleibt, eine Schlussfolgerung, welche durch die pathologische Beobachtung vollkommen bestätigt wird [3]). Vergleicht man diese Ergebnisse mit den bei Thieren,

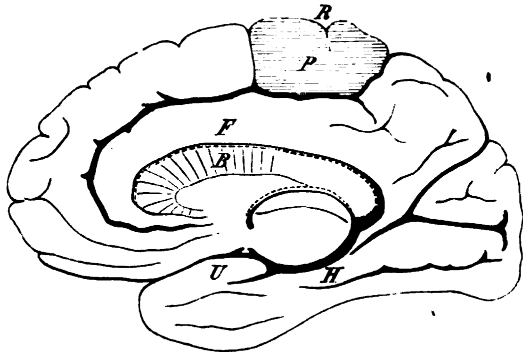


Fig. 70. Mediale Ansicht der rechten Hemisphäre. *R* Rolando'scher Spalt. *P* Paracentralläppchen, motorische Centren für das Bein und vielleicht auch für den Arm enthaltend. *F* Bogenwindung. *B* Balken, median durchschnitten. *H* Gyrus hippocampi. *U* Gyrus uncinatus.

1) In einer sehr kleinen Zahl von Fällen wurde ungekreuzte Lähmung beobachtet. (Vgl. Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 12 ff.) Es ist nicht unwahrscheinlich, dass es sich hierbei um extreme Fälle jenes ungewöhnlichen Verlaufs der Pyramidenbahnen handelt, wie ihn Flechsig feststellte (vgl. oben S. 116 Anm. 3).

2) Boyer a. a. O. p. 150. Exner, Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Großhirnrinde des Menschen. Wien 1881, S. 22 ff.

3) Bei corticalen hat man wie bei andern Lähmungen der Bewegung Erweiterung der Gefäße und in Folge dessen Erhöhung der Temperatur der gelähmten Theile

zunächst beim Affen erhaltenen Versuchsresultaten, wie sie in Fig. 62 (S. 153) dargestellt sind, so lässt sich eine allgemeine Uebereinstimmung in der Lage der centromotorischen Stellen nicht verkennen. Ebenso ersieht man sofort, dass dieses motorische Rindengebiet der Ausbreitung der auf anatomischem Wege bis in die Centralwindungen zu verfolgenden Pyramidenbahnen entspricht, deren Anfänge in den motorischen Rückenmarkssträngen gelegen sind.

Unvollständiger ist es bis jetzt gelungen, die sensorischen Centralherde in der Großhirnrinde des Menschen nachzuweisen. Am meisten gesichert erscheint die Lage des Sehcentrums in der Rinde des Occipitallappens, und zwar namentlich in der Region des Zwickels (Fig. 45 *s Cn*) und seiner Umgebung (*S* Fig. 69). Zugleich weisen die Erscheinungen darauf hin, dass jede Hirnhälfte der nasalen Hälfte der gegenüberliegenden und der temporalen der gleichseitigen Retina zugeordnet ist: ausgedehntere und rasch entstehende halbseitige Läsionen des Occipitalhirns pflegen nämlich eine Hemianopie nach sich zu ziehen, bei welcher die der Erkrankung gegenüberliegende Seite des binocularen Sehfeldes ausfällt, was wegen der Umkehrung der Bilder eine den gleichseitigen Retinahälften entsprechende Functionsstörung anzeigt. Dabei nimmt jedoch die Stelle des schärfsten Sehens in der Regel an der halbseitigen Erblindung nicht Theil, was wahrscheinlich mit der oben (S. 128) erwähnten zweiseitigen Vertheilung der Sehnervenfasern in dieser Region zusammenhängt [1]). Mit diesen Sehstörungen nach einseitiger Rindenerkrankung stehen Beobachtungen in Uebereinstimmung, in denen nach vieljähriger Erblindung des einen Auges eine partielle Atrophie beider Hälften des Occipitalhirns, sowie andere, in denen umgekehrt nach Zerstörung eines Hinterhauptslappens theilweise Entartung des vorderen Vierhügels und Kniehöckers der entgegengesetzten Seite, sowie des Sehnerven auf beiden Seiten beobachtet wurde [2]). Zugleich spricht der Verlauf der degenerirten Fasern im letzteren Falle entschieden dafür, dass

---

beobachtet. Aehnliches ist bei Thieren nach Zerstörung der motorischen Zone von einigen Beobachtern gefunden worden. Man schließt hieraus auf eine Endigung der vasomotorischen Fasern in der nämlichen Region. Vgl. hierüber Lépine, De la localisation dans les maladies cérébrales. Paris 1875. Hitzig, Med. Centralblatt 1876, No. 18. Eulenburg und Landois, Virchow's Archiv, LXVIII, S. 245. Kroemer, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, XXXVI, S. 137. Auch Einwirkungen auf die Speichel- und die Schweißsecretion wurden bei Verletzungen oder Reizungen der motorischen Zone beobachtet. Vgl. Bochefontaine, Arch. de phys. 1876, p. 140. Adamkiewicz, Verhandl. der Berliner physiol. Gesellsch. 1879—80. No. 5.

1) Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 389. Boyer a. a. O. S. 175. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 167 ff. Förster, Arch. f. Ophth. B. XXXVI, 1, S. 94.

2) Vgl. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 199 und die zugehörige Casuistik S. 177 f.

sämmtliche Opticusfasern die genannten Ganglien des Mittelhirns durchsetzen, ehe sie zu centralen Sehsphären gelangen[1]).

Unterscheiden sich schon die angeführten Sehstörungen von solchen, die durch peripherische Ursachen, z. B. durch Zerstörung einer Netzhaut, verursacht sind, wesentlich dadurch, dass sie stets binocular auftreten, so bieten sich in anderen Fällen bei Läsionen des nämlichen Rindengebiets Symptome dar, die noch entschiedener die centrale Natur der Störungen verrathen: die Lichtempfindlichkeit kann in solchen Fällen in allen Punkten des Sehfeldes erhalten sein, aber theils ist die Unterscheidung der Farben, theils die Auffassung der Formen, theils die Wahrnehmung der Tiefenentfernung der Objecte gestört. Zuweilen waren dabei zugleich andere Theile des Gehirns, namentlich die Stirn- und Parietallappen, ergriffen[2]), oder es waren die letzteren allein der Sitz des Leidens, während sich die hinteren Partien der Großhirnrinde verhältnissmäßig unversehrt zeigten[3]). Hiernach darf man wohl vermuthen, dass es sich hier um complicirtere Störungen handelte, an denen sehr verschiedene Gehirntheile betheiligt waren. In der That werden wir später sehen, dass die Bildung der Gesichtswahrnehmungen ein zusammengesetzter psychologischer Vorgang ist, welcher nothwendig auch die Mitwirkung zahlreicher und verschiedenartiger physiologischer Elemente voraussetzt[4]). Aehnlich ist wohl die unten zu erwähnende Wortblindheit zu beurtheilen, welche mit Läsionen der Hinterhauptslappen nicht immer zusammenzuhängen scheint. Uebrigens darf schließlich nicht verschwiegen werden, dass die Acten der pathologischen Untersuchung, namentlich aus älterer Zeit, zahlreiche Fälle enthalten, in denen mehr oder minder große Theile der Hinterlappen ergriffen waren, ohne dass Sehstörungen beobachtet wurden. Doch kommen hierbei zwei Umstände in Betracht: erstens können partielle Sehstörungen wegen der ergänzenden Thätigkeit des andern Auges unbeachtet bleiben, namentlich wenn es an genaueren Functionsprüfungen fehlt; zweitens macht sich hier wie in allen anderen Fällen partieller Rindenläsionen die Thatsache geltend, dass die Störungen allmählich sich ausgleichen, wahrscheinlich indem andere Rindengebiete ergänzend für die hinweggefallenen eintreten[5]).

---

1) v. Monakow, Archiv f. Psychiatrie XXIV, S. 229 ff. Vgl. oben Fig. 56 S. 130.

2) Vgl. die von Fürstner (Archiv f. Psychiatrie VIII, S. 162, IX, S. 90) und von Reinhard (ebend. S. 147) beschriebenen Fälle. Zu bemerken ist, dass es sich hierbei überall um Theilsymptome der progressiven Paralyse handelte. Ueber die Veränderungen des Tractus opticus und seiner centralen Fortsetzungen nach Rindenexstirpationen und pathologischen Rindendefecten beim Menschen vgl. v. Monakow, Arch. f. Psychiatrie, XX, S. 714 ff. XXIII, S. 609 ff.

3) Fürstner a. a. O. VIII, S. 171, 172. Reinhard ebend. IX, S. 156.

4) Vgl. die Lehre von den Gesichtsvorstellungen im III. Abschnitt, Cap. XIII.

5) Einige Fälle aus neuerer Zeit, die der Localisation des Gesichtssinns im Occi-

Pathologische Zerstörungen des Hörcentrums äußern sich beim Menschen hauptsächlich durch ihren tiefgreifenden Einfluss auf das Sprachvermögen. Zugleich zeigen aber in diesem Fall die Beobachtungen, dass die centromotorischen und die centrosensorischen Rindengebiete des Gehörsinns unmittelbar an einander grenzen. Bei den centralen Sprachstörungen sind nämlich zwei Zustände auseinander zu halten, die sehr häufig mit einander verbunden sind, aber doch auch bis zu einem gewissen Grade isolirt vorkommen können: die Aphasie, die Aufhebung oder Störung des Sprachvermögens, und die Worttaubheit, die Störung der Wortperception. Die Aphasie kann zugleich verbunden sein mit Aufhebung des Schreibvermögens, mit Agraphie, ebenso die Worttaubheit mit Unvermögen, die Schriftbilder der Worte zu verstehen, mit Wortblindheit[1]. Alle diese Erscheinungen documentiren sich dadurch, dass bei ihnen die Sinnesempfindungen und die einfachen motorischen Functionen vollständig erhalten sein können, sofort als complicirtere Störungen. Als dasjenige Rindengebiet, an dessen Erhaltung diese centralen Sprachfunctionen gebunden sind, ist die am menschlichen Gehirn in so charakteristischer Weise entwickelte Region an der vorderen und unteren Grenze der Sylvischen Spalte nachgewiesen, wozu nach mehreren Beobachtungen noch das Gebiet des Insellappens zu rechnen ist[2]. In weitaus der größten Zahl der Fälle ist die Sprachstörung eine Folge linksseitiger centraler Erkrankungen und daher wegen der Kreuzung der motorischen und sensorischen Leitungsbahnen mit rechtseitiger Hemiplegie und Hemianästhesie verbunden; dagegen können rechtseitige Läsionen der angegebenen Centraltheile völlig symptomlos verlaufen[3]. Die seltenen Fälle, in denen Krankheitsherde auf der rechten Seite des Gehirns mit Sprachstörungen verbunden sind, scheinen regelmäßig bei linkshandigen Menschen vorzu-

---

pitalhirn zu widersprechen scheinen, sind von Ferrier gesammelt worden, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 126 ff. Durchaus für dieselbe spricht dagegen der Befund an dem von Donaldson genau untersuchten Gehirn der in frühester Lebenszeit erblindeten Taubstummen Laura Bridgman, einem Gehirn, das übrigens außerdem durch seine ganze Entwicklung dem Stattfinden umfangreicher Stellvertretungen, namentlich im Gebiet der sensorischen Functionen das Wort redet. Vgl. Donaldson, Americ. Journ. of Psych. III, 1890, p. 293. IV, 1892, p. 503 ff. In Bezug auf die Hemianopie sind Charcot und Ferrier der Meinung, dass sie stets von subcorticalen Verletzungen des Gehirns herrühre, während corticale Störungen nur Erblindung auf der entgegengesetzten Seite bedingen sollen. Sie stützen sich dabei aber auf die in Bezug auf ihre pathologisch-anatomischen Grundlagen noch höchst unsicheren Fälle hysterischer Epilepsie. Vgl. Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 124.

1) Kussmaul, Störungen der Sprache. (Ziemssen's Handb. der spec. Pathologie u. Therapie. XII, Anhang.) Leipzig 1877, S. 102.

2) Vgl. die ausführliche Erörterung der Beobachtungen von Bouillaud, Broca u. A. bei Kussmaul a. a. O. S. 132 f., und in Bezug auf die Betheiligung der Insel de Boyer a. a. O. p. 93, 99.

3) So hat z. B. Trousseau auf 125 Fälle von Aphasie mit rechtseitiger Hemiplegie nur 10 mit linkseitiger gesammelt. Meissner's Jahresber. f. Physiol. 1867, S. 532.

kommen, so dass diejenige Hirnhälfte, deren Function überhaupt überwiegt, auch der ganz oder fast ausschließliche Sitz der centralen Sprachfunctionen zu sein scheint[1]). Uebrigens beobachtet man hier, wie bei allen centralen Störungen von beschränkterem Umfang, dass nach längerer Zeit die Function sich wieder herstellt, auch wenn die ursprüngliche Ursache der Störung fortbesteht; es liegt die Vermuthung nahe, dass in solchen Fällen entweder unversehrt gebliebene Nachbartheile oder die zuvor ungeübte entgegengesetzte Hirnhälfte die Stellvertretung übernommen haben, ähnlich wie nach dem Verlust der rechten Hand die linke auf mechanische Fertigkeiten sich einübt.

Schwieriger als die allgemeine Nachweisung des an den Sprachfunctionen betheiligten Rindengebiets ist die Trennung desselben in diejenigen Theile, welche mit Wahrscheinlichkeit als die Endigungsstätten der motorischen Leitungsbahnen einerseits und der sensorischen anderseits betrachtet werden können. Aus den Fällen, in denen die verschiedenen oben erwähnten Formen der Störung von einander isolirt vorkamen, lässt sich aber schließen, dass die eigentliche oder motorische Aphasie durchaus an Läsionen der dritten Stirnwindung und ihrer nächsten Umgebung gebunden ist. Das Symptom der Worttaubheit scheint dagegen nur dann vorzukommen, wenn die gegenüberliegende erste und zweite Temporalwindung ergriffen ist[2]). Beide Gebiete sind in Fig. 69 mit *D* und *E'* bezeichnet. Zugleich lassen manche Beobachtungen vermuthen, dass innerhalb dieses sensorischen Hörcentrums noch weitere Untergebiete vorkommen, indem in gewissen Fällen nur die Auffassung der Worte, nicht aber die eigene Fähigkeit der Bildung von Wortvorstellungen gestört scheint, und ebenso umgekehrt. Es ist bis jetzt nicht möglich gewesen, diese symptomatischen Unterschiede irgendwie zu localisiren. Dagegen wurden die Erscheinungen der Wortblindheit mehrfach bei Läsionen beobachtet, die sich vom linken Schläfelappen aus auf den unteren Scheitellappen und die Occipitalwindungen ausbreiteten[3]), eine Thatsache, die augenscheinlich für eine gleichzeitige Betheiligung des Hör- und Sehcentrums an diesen Störungen spricht. Einen näheren Aufschluss über die Leitungssysteme, die in dem Rindengebiet der Sprache mit einander verbunden sind, besitzen wir nicht. Wir können nur aus der complicirten Natur der Sprachfunction und aus der Beobachtung, dass sowohl die Schallempfindung wie die motorische Innervation als solche bei den

1) Ogle, Medico-chirurg. transact. Vol. 54, 1871, p. 279. Neuere Beobachtungen ähnlicher Art s. bei Luciani und Seppilli a. a. O. S. 218.

2) Wernicke, Der aphasische Symptomencomplex. Breslau 1874. Kahler und Pick, Beiträge, S. 24 u. 182. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 217 ff.

3) Luciani und Seppilli a. a. O. S. 217 ff. Freund, Archiv f. Psychiatrie XX, S. 276, 371 ff.

aphasischen Zuständen ungestört bleiben können, mit Wahrscheinlichkeit schließen, dass in jenem centralen Sprachfeld weder die nächste Endigung der Acusticusfasern, noch der motorischen Nervenfasern der Sprachmuskulatur sich findet. Vielmehr müssen wir annehmen, dass das sensorische Sprachcentrum erst durch eine intracentrale Bahn mit dem subcorticalen Centrum des Acusticus, sowie vielleicht mit noch andern Rindengebieten desselben, und dass das motorische Sprachcentrum durch eine ebensolche mit den Centren der unmittelbaren Innervation der Sprachmuskeln verbunden ist. Bei den innigen Wechselbeziehungen, die zwischen Schriftbild und Lautbild und wieder zwischen jedem derselben und den motorischen Functionen des Sprechens und Schreibens sich finden, ist außerdem die Annahme geboten, dass in ähnlicher Weise auch den Beziehungen zum Gesichtssinn und zu der beim Schreiben in Thätigkeit gesetzten Muskulatur besondere Rindengebiete entsprechen, die wieder in wechselseitiger Verbindung mit einander stehen. Auf diese Weise erklärt sich zugleich die Erscheinung, dass die Functionshemmung irgend eines jener Centren durch die Thätigkeit eines andern vorübergehend gehoben werden kann [1]. Eine Nachweisung der hierbei vorausgesetzten centralen Leitungsbahnen ist aber noch nicht möglich gewesen [2], und es kann daher vorläufig nur auf der Grundlage der verschiedenen Formen centraler Sprachstörung ein hypothetisches Schema der Centren und ihrer Verbindungen entworfen werden [2].

Rindengebiete für den Geruchs- und Geschmackssinn sind beim Menschen bis jetzt nicht nachgewiesen. Dagegen sprechen viele Beobachtungen dafür, dass, in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen an operirten Thieren, die centrosensorischen Regionen des Tastsinns und der Bewegungsempfindungen den centromotorischen Regionen der nämlichen Körpertheile entsprechen. Störungen des Tast- und Muskelsinnes beobachtet man nämlich nach Verletzungen der hinteren Partie der drei Stirnwindungen, der beiden Centralwindungen, des Paracentralläppchens und der beiden oberen Scheitelbogenwindungen. (Vergl. Fig. 45 S. 86.) Die in Fig. 69 und 70 quer schraffirten Stellen können daher gleichzeitig als Schemata für die Ausbreitung dieser sensorischen Leitungsbahnen dienen. Unsicherer ist die Localisation nach den einzelnen Körpergebieten und in Bezug auf die Trennung der Tast- und der Bewegungsempfindungen. In ersterer Hinsicht kann nur als möglich bezeichnet werden, dass trotz der allgemeinen Deckung der sensorischen und motorischen Gebiete doch

1) So beobachtete Grashey (Arch. f. Psychiatrie XVI, S. 684) einen interessanten Fall von Amnesie, in welchem der Patient den Namen eines gesehenen Objectes »schreibend fand«, ihn aber nicht finden konnte, wenn man ihn an der Ausführung von Schreibbewegungen gewaltsam hinderte.

2) Vgl. hierzu das hypothetische Schema der Sprachcentren Fig. 71 Cap. V. No. 6.

im einzelnen beiderlei Centren nicht völlig identisch sind, sondern nur anatomisch und functionell nahe mit einander zusammenhängen. Dafür spricht der Umstand, dass nicht in allen Fällen von Bewegungsstörungen nach Rindenläsionen auch die Hautempfindungen gestört sind. Doch kann dies auch damit zusammenhängen, dass allgemein die Sensibilitätsstörungen weniger intensiv sind als die Bewegungslähmungen. Entschiedener scheinen manche Beobachtungen auf eine centrale Trennung der Bewegungsempfindungen vom Tastsinn hinzuweisen. Es kommen nämlich Fälle vor, in denen die letzteren aufgehoben sind, während die Hautempfindungen sowie die Bewegungen erhalten blieben. Wie es scheint, sind es besonders Affectionen der ersten und zweiten Scheitelwindung, bei denen solche isolirte Störungen der Bewegungsempfindung vorkommen[1].

Vergleicht man die sämmtlichen Ergebnisse, welche die pathologische Beobachtung über die Beziehung der Großhirnrinde zu den einzelnen Leitungssystemen geliefert hat, mit den aus den Thierversuchen gewonnenen Resultaten, so lässt sich nicht verkennen, dass namentlich in Bezug auf die einigermaßen sichergestellten Thatsachen auf beiden Wegen ein hoher Grad von Uebereinstimmung erzielt ist. So ist vor allen Dingen für die centromotorischen Gebiete bei Menschen und Thieren eine im allgemeinen übereinstimmende Lage nachgewiesen. Insbesondere beim Menschen und Affen sind alle oder fast alle motorischen Punkte in den Centralwindungen in ähnlicher Reihenfolge angeordnet. Das nämliche gilt in Bezug auf die Localisation der Gesichtswahrnehmungen in den Occipitallappen. Lückenhafter sind die Beobachtungen über die übrigen centralen Sinnesgebiete. So ist ein centrales Acusticusgebiet für den Menschen nur in Bezug auf die Sprachfunction in der ersten und zweiten Temporalwindung nachgewiesen. Bei Thieren liegt nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Ferrier, Munk und Luciani das Hörcentrum in den hinteren Partien des Schläfelappens, also in der Nähe jenes sensorischen Sprachcentrums beim Menschen. In Bezug auf die Tast- und Muskelempfindungen stimmen die Beobachtungen an Thieren mit den pathologischen Fällen insoweit überein, als beide eine den zugehörigen Bewegungen unmittelbar benachbarte Localisation der Empfindungen wahrscheinlich machen.

Diesen Uebereinstimmungen zwischen dem Thierexperimente und der pathologischen Beobachtung stehen anderseits manche, wenn auch unerheblichere Verschiedenheiten gegenüber. Zunächst scheinen die einzelnen Rindencentren, namentlich die sensorischen, beim Menschen schärfer

[1]) Exner a. a. O. S. 63 ff. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 321 ff. Bezüglich der Störungen der Bewegungsempfindungen vgl. außerdem Nothnagel, Topische Diagnostik S. 465 ff.

begrenzt zu sein als bei den Thieren. Diese Differenz könnte jedoch leicht nur eine scheinbare sein, da in Bezug auf die Empfindungsstörungen beim Menschen eine schärfere Functionsprüfung möglich ist. Ein gewisses Uebereinandergreifen der verschiedenen Rindenzonen scheint auch hier vorhanden zu sein, und in Fig. 69 ist daher namentlich in Bezug auf die motorischen Zonen und die Centren der höheren Sinne ein größerer Irradiationskreis um jedes einzelne Centrum anzunehmen. Hiernach gibt es beim Menschen wie beim Thier eine Region der Hirnrinde, deren Verletzung gleichzeitige Störungen in allen Sinnesgebieten hervorbringen kann. Es ist dies die in Fig. 69 mit *F* bezeichnete hintere Partie des Scheitellappens[1]. Ein zweiter wahrscheinlich auf wirklichen Differenzen in der relativen Bedeutung der einzelnen Centralgebiete beruhender Unterschied besteht darin, dass die nach Rindenläsionen eintretenden Functionsstörungen im allgemeinen beim Menschen schwerer sind als bei den Thieren, wie denn auch ähnliche Unterschiede schon bei diesen, z. B. zwischen Hund und Kaninchen, vorkommen. Diese Thatsache weist darauf hin, dass die subcorticalen Centren einen um so selbständigeren Functionswerth besitzen, je niedriger organisirt ein Gehirn ist[2]. Trotzdem bleibt der Charakter der durch Rindenläsionen gesetzten Störungen bei Mensch und Thier ein übereinstimmender. Niemals bestehen dieselben in einer absoluten Aufhebung der Function, niemals also sind sie äquivalent der Unterbrechung einer peripherischen Leitungsbahn. Am nächsten kommen einem solchen Erfolg die Lähmungen nach Zerstörung der centromotorischen Zonen, namentlich beim Menschen. Doch auch sie unterscheiden sich wesentlich durch die rasche Restitutionsfähigkeit der Function. Die Sinnesstörungen endlich sind stets centralerer Art. Entweder bleibt die Empfindung, oder es bleibt doch eine Reactionsfähigkeit auf Sinneseindrücke erhalten. Am meisten verrathen sich diese Eigenthümlichkeiten der centralen Störungen in den Erscheinungen der Aphasie, der Worttaubheit und Wortblindheit. Darum ist es nicht unwahrscheinlich, dass es sich in diesen Fällen um die Verletzung höherer Centralregionen handelt, in denen eine Sammlung der Leitungsbahnen verschiedener Sinnesgebiete stattfindet, deren jedes wieder für sich in einem besonderen Rindengebiete vertreten ist.

Bei der oben angegebenen Zusammenstellung der über die Leitungssysteme der Großhirnrinde bis jetzt gewonnenen Ergebnisse ist mit Rücksicht auf die

---

1) Diese Stelle entspricht dem von Ferrier angenommenen Sehcentrum. Munk betrachtet sie als specielles Centrum der Tast- und Muskelempfindungen des Auges und nennt sie daher die Augengegend. Vgl. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 393.

2) Vgl. hierüber unten Cap. V, Nr. 6.

Schwierigkeiten der Untersuchung der Grundsatz befolgt worden, dass nur diejenigen Thatsachen als einigermaßen sichergestellt betrachtet werden dürfen, welche entweder von mehreren Beobachtern bestätigt sind, oder in Bezug auf welche die auf verschiedenen Wegen gewonnenen Resultate übereinstimmen. Die nämlichen Rücksichten sind bei der Deutung der Erscheinungen maßgebend gewesen. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass in Bezug auf die letztere namentlich zwischen den verschiedenen physiologischen Beobachtern nicht unerhebliche Differenzen bestehen. Zunächst haben die centromotorischen Reiz- und Ausfallserscheinungen insofern eine von der oben gegebenen abweichende Deutung erfahren, als man dieselben ausschließlich auf die Tastempfindlichkeit bezog, und also in den betreffenden Stellen lediglich centrosensorische Gebiete vermuthete. Diese Annahme wurde zuerst von SCHIFF[1]) ausgesprochen, welchem sich dann MEYNERT[2]) und HERMANN MUNK[3]) anschlossen. Von SCHIFF wurde namentlich hervorgehoben, dass die Reizbewegungen in der Aether- und Chloroformnarkose nicht eintreten. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass gerade diese Anästhetica (verschieden von dem Morphium) auch auf die motorische Nervensubstanz einwirken, während anderseits die Reizsymptome bei der Erregung sensorischer Rindenstellen sich meistens deutlich unterscheiden, so dass FERRIER[4]) sich sogar der Reizung als diagnostischen Hülfsmittels für diesen Fall bedienen konnte, ein Verfahren, welches allerdings nur unter sorgfältiger Zuhülfenahme der Ausfallssymptome verwerthbar ist. MUNK ist zu der Annahme ausschließlich sensorischer Functionen der Rinde durch die Beobachtung geführt worden, dass umfangreiche Rindenzerstörungen in den vorderen Hirntheilen Anästhesie im Gefolge haben. Doch beweist dies, wie schon oben bemerkt wurde, noch keineswegs, dass nicht in denselben Regionen, in unmittelbarer Nachbarschaft der Vertretungen für den Tastsinn, die den gleichen Körpertheilen zugehörigen motorischen Stellen gelegen sein können. In der That scheint sich MUNK's eigene Ansicht kaum wesentlich hiervon zu entfernen. Er polemisirt dagegen, dass man den »Willen« localisire, da wir in uns nur eine Bewegungsvorstellung wahrnehmen. Selbstverständlich fällt die Frage, was der Wille sei, nicht der physiologischen, sondern der psychologischen Untersuchung anheim. Die erstere hat nur zu ermitteln, an welchen Stellen des Gehirns centromotorische Leitungsbahnen endigen. Hier kann nun aber nach den pathologischen Erfahrungen kein Zweifel sein, dass beim Menschen motorische Erregungen von automatischem Charakter an die Erhaltung bestimmter Rindengebiete in den Centralwindungen gebunden sind. Da nun bei Thieren jene Stellen, welche wir als centromotorische deuteten, eine im Ganzen entsprechende Lage besitzen und überdies die Reizungs- und Ausfallserscheinungen in allen wesentlichen Punkten dem gleichen, was man in den analogen Fällen beim Menschen beobachtet, so kann die Berechtigung jener Deutung kaum zweifelhaft sein. Es muss übrigens hier schon darauf hingewiesen werden, dass man ebenso wenig das Recht hat, von einer »Localisation des Willens« in der Hirnrinde zu reden, wie man die dritte Stirnwindung und ihre

---

1) Archiv f. experim. Pathologie III, 1874, S. 171.
2) MEYNERT, Psychiatrie. Wien 1884, S. 145.
3) DU BOIS-REYMOND's Archiv f. Physiol. 1878, S. 171. Ueber die Functionen der Großhirnrinde 1881, S. 44.
4) Die Functionen des Gehirns, S. 161 f.

Umgebung als den Sitz des »Sprachvermögens« betrachten darf. Niemand wird, weil die Herausnahme einer Schraube ein Uhrwerk zum Stillstande bringt, behaupten, diese Schraube halte die Uhr im Gang. Der Wille ist eine Function, welche mannigfache psychologische und darum wohl auch physiologische Vorbedingungen, insbesondere Empfindungen voraussetzt. Die Annahme, dass eine solche Function an einzelne Elemente ausschließlich gebunden sei, ist im äußersten Grade unwahrscheinlich. Auch folgt ja aus den Beobachtungen nur dies, dass diejenigen Stellen der Hirnrinde, welche wir als centromotorische ansprechen, Uebergangsglieder enthalten, die für die Ueberleitung der Willensimpulse in die motorischen Nervenbahnen unerlässlich sind. Die anatomischen Thatsachen machen es überdies sehr wahrscheinlich, dass in jenen Stellen die nächsten Uebergangsglieder aus der Hirnrinde in die centralen Leitungsbahnen gelegen sind.

Auf die Abweichungen, die noch bezüglich der Lage centrosensorischer Stellen zwischen den Angaben verschiedener Beobachter bestehen, wurde oben schon hingewiesen. Die auf anatomischem Wege gewonnene Vermuthung MEYNERT's, dass der Occipitallappen die Endigungen der Tastnerven enthalte[1], ist wohl allgemein verlassen, da hier physiologische und pathologische Thatsachen in gleicher Weise auf die oben bezeichneten, weiter nach vorn gelegenen Hirntheile hinweisen, deren Gebiet aber namentlich gegenüber den centromotorischen Gebieten sowie hinsichtlich der Scheidung der Bewegungs- von den Hautempfindungen noch nicht hinreichend sicher begrenzt ist. Ferner ist durch die Erscheinungen der Hemianopie und der Worttaubheit bei centralen Läsionen die Rinde des Occipitallappens zweifellos als centrale Sehfläche, die des Schläfelappens als Hörcentrum anzuerkennen. Immerhin bleiben auch hier einige Punkte noch der näheren Aufklärung bedürftig; so namentlich die Frage, ob das Rindengebiet, dessen Zerstörung die Worttaubheit hervorbringt, mit dem Hörcentrum für andere Schalleindrücke zusammenfällt oder nicht; ebenso bedarf die Frage nach dem Verhältniss des an der Wortblindheit betheiligten Centrums zu dem allgemeinen Sehcentrum noch der Aufklärung. Dass je nach dem mehr oder minder verwickelten Zusammenfluss intracentraler Leitungsbahnen auch in Bezug auf den Grad der complexen Beschaffenheit ihrer Function zwischen verschiedenen Rindengebieten Unterschiede existiren, ist wohl kaum zu bezweifeln. Wenn aber MUNK alle diese Unterschiede auf die zwei Functionen der Empfindung und der Aufbewahrung von Erinnerungsbildern zurückführt, so beruht dies zum mindesten auf einer unzulänglichen psychologischen Interpretation physiologischer Versuchsergebnisse. Eine völlige Aequivalenz der die Empfindungen vermittelnden centralen Sinnesflächen und der peripherischen Sinnesorgane, wie sie MUNK behauptet, hat sich durchgängig in anderen Beobachtungen nicht bestätigt gefunden. Auch die Erscheinungen der Hemianopie bilden in dieser Beziehung keine Ausnahme. Handelt es sich doch bei ihnen um eine partielle Aufhebung der räumlichen Wahrnehmung, die, wie wir später sehen werden, ein complexer Vorgang ist, der außer den Netzhautempfindungen zahlreiche andere psychische Elemente voraussetzt. Auch wenn man, wie es von WERNICKE[2]) im Anschlusse an MUNK's Auffassung geschieht, in der Großhirnrinde das »Organ des Bewusstseins« erblickt, so führt

1) Vgl. oben S. 134 Anm. 2.
2) WERNICKE, Gehirnkrankheiten I, S. 188.

dies zu der Ansicht, dass kein Rindengebiet bloßes Empfindungscentrum sein kann, da in dem Bewusstsein thatsächlich nur complexe Vorstellungen existiren. Unverkennbar ist jene physiologische Auffassung, welche in der Hirnrinde ein Nebeneinander centraler, den peripherischen Sinnesorganen äquivalenter Sinnesflächen sieht, wesentlich von dem Structurbilde beeinflusst, das zuerst MEYNERT von den Centralorganen entworfen hat. In seinem »Projectionssystem« sah MEYNERT ein System von Leitungsbahnen, durch welches die äußeren Sinneseindrücke unmittelbar auf die centralen Sinnesflächen »projicirt« würden, während die Beziehungen der verschiedenen Eindrücke zu einander dann erst durch das »Associationssystem« vermittelt werden sollten [1]). Schon die von MEYNERT selbst hervorgehobene mehrfache Vertretung der Körperorgane im Centralorgan steht mit dieser einfachen Anschauung nicht im Einklang, in der überdies den mannigfachen Verbindungen der Bahnen des Projectionssystems und den Unterbrechungen durch untergeordnete Centren nicht Rechnung getragen ist. Es ist klar, dass über die Bedeutung dieser Unterbrechungen und Verbindungen nur die functionelle Beobachtung entscheiden kann. Die gewichtigen Zeugnisse, welche sie gegen die Hypothese der einfachen Projection beibringt, sind theils oben hervorgehoben, theils werden dieselben im folgenden Capitel näher erörtert werden.

Nach dem Eintritt in das Leitungssystem der Großhirnrinde sind die bei den niederen Wirbelthieren fast ganz fehlenden, bei den höheren immer vollständiger werdenden Kreuzungen der Leitungsbahnen vollendet. Diese Kreuzungen sind, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, theils totale, theils partielle. Eine totale Kreuzung erfahren nach den Ergebnissen der functionellen Prüfung die directen motorischen Leitungsbahnen zur Großhirnrinde sowie die entsprechenden sensorischen des Tastsinns; eine partielle ist an den Endigungen der Sehnervenfasern in der Occipitalrinde mit Sicherheit nachgewiesen. Alle diese Kreuzungen scheinen aber nur bei denjenigen Leitungssystemen vorzukommen, welche der unmittelbaren Vertretung der Muskelgruppen und Sinnesflächen in der Großhirnrinde bestimmt sind, wogegen solche Centren, die den Zusammenhang intracentraler Bahnen vermitteln, in beiden Hirnhälften gleichmäßig angelegt, wohl aber bisweilen in der einen mehr ausgebildet zu sein scheinen, ähnlich wie z. B. jede unserer Hände zu gewissen mechanischen Verrichtungen in gleicher Weise angelegt, doch aber die eine, meistens die rechte, vorzugsweise in denselben geübt ist. Auf ein derartiges Verhältniss weisen offenbar die Beobachtungen über die anatomischen Grundlagen der Aphasie hin. Darum kann bei der letzteren die entgegengesetzte Hirnhälfte stellvertretend die Function übernehmen, während bei den einfachen Empfindungs- und Bewegungslähmungen in Folge von Rindenläsionen wahrscheinlich die umgebenden Provinzen der nämlichen Seite vicariirend eintreten. Dies zeigen auch die Versuche von CARVILLE und DURET [2]), nach denen die Function sich wiederherstellte, auch wenn die motorischen Stellen beider Hirnhälften exstirpirt worden waren. Endlich ist zu vermuthen, dass es neben den directeren Endigungen der Empfindungs- und Bewegungsfasern, welche vollständig sich kreuzen, noch andere gibt, die ihre nächste Endigung in den verschiedenen Hirnganglien finden, dann aber ebenfalls durch besondere Fasersysteme des Stabkranzes in

1) MEYNERT, Zur Mechanik des Gehirnbaus. Wien 1874. Psychiatrie, S. 126 ff.
2) CARVILLE et DURET, Arch. de physiol. 1875, p. 352.

der Großhirnrinde vertreten sind. Da nun namentlich die in die Vier- und Sehhügel eintretenden Fasern, wie wir oben sahen, nur partiell gekreuzt sind, so ist zu vermuthen, dass auch die weiteren Leitungsbahnen aus diesen Ganglien zur Großhirnrinde auf jeder Hirnhälfte beiden Körperseiten zugeordnet seien. Auf partielle Kreuzungen motorischer Bahnen weisen auch die anatomischen Untersuchungen über den Verlauf der Pyramidenfasern hin[1]. Nach dem Ergebniss der physiologischen und namentlich der pathologischen Beobachtungen können aber hier die auf der gleichen Seite verbleibenden Bahnen in der Regel nicht der Fortpflanzung der directen motorischen Erregungen dienen.

Der Versuch, diesen mannigfachen Systemen der Faserkreuzung ein physiologisches Verständniss abzugewinnen, muss von der partiellen Kreuzung ausgehen. Diese hat bei der Hauptbahn des Sehnerven offenbar die Bedeutung, dass sie die physiologisch einander zugeordneten Netzhautpunkte in ihren centralen Vertretungen einander auch räumlich nahe bringt: darum entspricht jede der beiden centralen Sehflächen nicht je einer Netzhautfläche, sondern den einander correspondirenden Theilen der beiden Netzhäute. Wenn die in dem nächsten Capitel zu entwickelnde Vorstellung Annahme findet, dass die Hirnganglien theils zusammengesetzte Reflex-, theils Coordinationsapparate sind, so werden die in ihnen eintretenden Verbindungen von Fasersystemen beider Körperhälften offenbar eine ähnliche Deutung zulassen, und man wird so überhaupt in den partiellen Kreuzungen wohl die Grundlagen der associirten Function der Sinnesorgane und Muskelgruppen beider Körperhälften sehen dürfen.

Schwerer ist es, über die Ursache der totalen Kreuzungen und der völlig einseitigen Ausbildung gewisser Centren Rechenschaft zu geben. Sobald einmal die Fasern einer Körperhälfte ganz oder vorzugsweise nur auf einer Seite des Gehirns endigen, so würde das einfachste Verhältniss offenbar dieses sein, dass die Hauptvertretung auf der nämlichen Seite stattfände, wie solches in der That bei den niedersten Wirbelthieren der Fall zu sein scheint. Wenn nun dieses Verhältniss bei eintretender Vervollkommnung der Organisation sich umkehrt, so liegt es nahe, hier an die bei allen höheren Thieren vorhandene, bei den Säugethieren aber am meisten ausgeprägte Asymmetrie der Ernährungsorgane zu denken. Die einzelnen asymmetrischen Lagerungsverhältnisse der letzteren sind bekanntlich aufs innigste wieder unter einander verbunden. Die rechtseitige Lage der Leber führt es mit sich, dass die großen Behälter des venösen Blutes ebenfalls auf die rechte Seite zu liegen kommen, wodurch dann dem Arteriensystem die Lage auf der linken zufällt. In den seltenen Fällen, wo eine der gewöhnlichen entgegengesetzte Lagerung eintritt (beim sogenannten situs transversus viscerum), kehrt darum auch meist das Lageverhältniss aller asymmetrischen Organe sich um. Die Centralorgane des Kreislaufs sind es nun, die vorzugsweise des Schutzes bedürfen, daher die meisten Säugethiere im Kampf mit ihren Feinden vorzugsweise die rechte Seite nach vorn kehren, eine Gewohnheit, die auf die kräftigere Entwicklung der rechtseitigen Muskeln begünstigend zurückwirken muss. Beim Menschen macht die aufrechte Stellung die Centralorgane des Kreislaufs des Schutzes vorzugsweise bedürftig, erleichtert aber gleichzeitig die Gewährung desselben. Anderseits ist es wahrscheinlich, dass die linkseitige Lagerung der Kreislaufsorgane eine stärkere Ausbildung der

---

1) Vgl. oben S. 106.

gleichseitigen Gehirntheile mit sich führt. In der That scheint nach Beobachtungen, die allerdings noch der Bestätigung bedürfen, die linke Hirnhemisphäre theilweise in ihrer Entwicklung der rechten vorauszueilen[1]). Da nun der stärkeren Körperhälfte die entwickeltere Hirnhälfte entsprechen muss, so wird es im allgemeinen begreiflich, dass die peripherischen Bahnen der rechten Seite vorzugsweise auf der linken Seite des Centralorgans, jene der linken auf der rechten vertreten sind, und dass dem entsprechend, wie dies schon Leyden und Ogle vermutheten, bei den doppelt angelegten Centren, wie bei dem Sprachcentrum, dasjenige der linken Seite vorzugsweise eingeübt ist[2]). Natürlich ist dieser Erklärungsversuch hypothetisch. Eine Ableitung der Kreuzungen aus mehr zufälligen mechanischen Bedingungen während der Entwicklung, wie sie Flechsig[3]) andeutete, scheint mir aber mit den oben berührten physiologischen Verhältnissen, welche die partielle Kreuzung begleiten, nicht wohl vereinbar zu sein.

Fünftes Capitel.

Physiologische Function der Centraltheile.

Wäre uns der Verlauf und Zusammenhang aller nervösen Leitungsbahnen bekannt, so würde zur Einsicht in die physiologische Function der Centraltheile doch eine Bedingung noch fehlen: die Kenntniss des Einflusses, welchen die centrale Gangliensubstanz auf die Innervationsvorgänge ausübt. Dieser Einfluss lässt sich nur bestimmen, indem man die Function der Centraltheile direct durch die Beobachtung zu ermitteln sucht.

Zwei Wege lassen sich nun einschlagen, um über die verwickelten

1) Die Stirnwindungen sollen sich nach Gratiolet links schneller ausbilden als rechts, am Hinterhaupte scheint das entgegengesetzte stattzufinden (Anatomie comparée du système nerveux II, p. 242). Ecker bezweifelt jedoch die von Gratiolet angegebenen Unterschiede (Archiv f. Anthropologie III, S. 215), und ebenso konnte W. Braune die Angabe Ogle's, dass fast ausnahmslos die linke Hemisphäre schwerer als die rechte sei, nicht bestätigen. (Ogle, Medico-chirurgical transactions, LIV, 1871, p. 279. Braune, Archiv f. Anatomie. 1891, S. 253.) Eine leicht zu bestätigende Thatsache ist es dagegen, dass bei allen Primaten die Furchen am Vorderhirn asymmetrischer angeordnet sind als am Occipitaltheil. Auch besitzen nach Broca die linken Frontalwindungen in der Regel eine verwickeltere Beschaffenheit. Dem entsprechen die Beobachtungen Broca's und P. Bert's über die Temperaturunterschiede der verschiedenen Kopfregionen beim Menschen, wonach die linke Stirnhälfte durchschnittlich wärmer als die rechte und der Stirntheil wärmer als der Occipitaltheil des Kopfes ist. Bei intellectuellen Anstrengungen bleibt dieses Verhältniss bestehen, während zugleich die Temperatur beider Kopfhälften steigt. (P. Bert, Société de biologie, 19. Janv. 1879.)

2) Leyden, Berliner klin. Wochenschrift 1867, No. 7. Ogle a. a. O.

3) Flechsig, Die Leitungsbahnen, S. 205 Anm.

Functionen des centralen Nervensystems einen Ueberblick zu gewinnen: man kann entweder die Erscheinungen nach ihrer physiologischen Bedeutung ordnen, oder man kann, von der anatomischen Gliederung ausgehend, die gesonderte Function jedes einzelnen Centraltheils darzustellen suchen. Es versteht sich von selbst, dass der erstere Weg der vorzüglichere sein würde, nicht bloß weil er den physiologischen Gesichtspunkt in den Vordergrund stellt, sondern auch deshalb, weil es schon nach der Untersuchung der Leitungsbahnen zweifelhaft erscheinen muss, ob jedem der Haupttheile, welche die Anatomie unterscheiden lässt, auch ein abgegrenztes Functionsgebiet entspreche. Aber bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist jener physiologische Gesichtspunkt nur sehr unvollständig durchzuführen. Nur bei den zwei niedrigsten Centralorganen, dem Rückenmark und verlängerten Mark, ist er einigermaßen anwendbar, indem sich hier die sämmtlichen Erscheinungen auf zwei physiologische Grundfunctionen zurückführen lassen, auf reflectorische und auf automatische Erregungen, wobei die letzteren oft unmittelbar aus nutritiven Einflüssen, die vom Blute ausgehen, abzuleiten sind. Nun ist es zwar kaum zu bezweifeln, dass aus den nämlichen Grundfunctionen auch die physiologischen Verrichtungen der höheren Centraltheile hervorgehen; zugleich ist aber hier der Zusammenhang der Erscheinungen ein so verwickelter und die Deutung derselben häufig so unsicher, dass es bis jetzt noch geboten erscheint, jedes einzelne Centralgebiet für sich in Bezug auf seine physiologischen Eigenschaften zu prüfen. Demnach wollen wir zunächst eine allgemeine Betrachtung der reflectorischen und der automatischen Erscheinungen voranstellen, wobei zugleich die Functionen der niedrigeren Centralgebiete vollständig erörtert werden können; hieran soll dann die physiologische Untersuchung des Gehirns und seiner Theile in der Reihenfolge von unten nach oben sich anschließen. Wir werden hier diejenigen Gebilde übergehen können, die, wie die Brücke, der Hirnschenkel, der Stabkranz, wesentlich nur der Leitung der Innervationsvorgänge bestimmt sind und darum schon im vorigen Capitel ihre Erledigung gefunden haben.

Die Methoden, welche bei der functionellen Prüfung der Centralorgane zur Anwendung kommen, fallen im allgemeinen mit den in der vorigen Untersuchung befolgten zusammen. Der physiologische Versuch und die pathologische Beobachtung sind gleichzeitig zu Rathe zu ziehen, und bei beiden kann es wieder um Reizungs- oder um Ausfallssymptome sich handeln. Nur bringen es die näheren Bedingungen der Erscheinungen mit sich, dass bei dem allgemeinen Studium der Reflexe und der automatischen Erregungen vorzugsweise Reizversuche benutzt werden, während die functionelle Analyse der einzelnen Hirntheile fast allein auf die Ausfallssymptome sich stützen muss, die der partiellen oder vollständigen

Beseitigung der Organe nachfolgen. Hierbei bestehen die Ausfallssymptome in den schon im vorigen Capitel (S. 94) hervorgehobenen Erscheinungen der Anästhesie und Hemianästhesie, der Paralyse, Parese und ihrer halbseitigen Formen oder endlich in ataktischen Störungen.

1. Reflexfunctionen.

Die einfachste Form centraler Function ist die Reflexbewegung, denn sie ist der einfachen Leitung der Reizungsvorgänge noch am meisten verwandt. Insofern er eine besondere Form der Leitung ist, haben wir den Reflexvorgang im vorigen Capitel besprochen. Aber schon bei ihm kommt der Einfluss der centralen Substanz in mehrfacher Weise zur Geltung. Zunächst werden die Reflexe nicht wie die Reizungsvorgänge in den Nervenfasern nach beiden Seiten, sondern nur in der einen Richtung von der sensorischen nach der motorischen Bahn hin geleitet[1]). Sodann machen sich in ihrer Abhängigkeit von den Reizen, durch die sie verursacht sind, deutlich die eigenthümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der grauen Substanz geltend. Schwache und kurz dauernde Reize rufen meistens keine Reflexbewegungen hervor; sobald diese aber eintreten, können sie die durch den gleichen Reiz bewirkte directe Muskelzuckung an Stärke und Dauer weit übertreffen. Endlich spricht sich die centrale Natur dieser Vorgänge in der Abhängigkeit aus, in der sich die Reflexcentren von andern centralen Gebieten, mit denen sie in Verbindung stehen, befinden. Längst ist beobachtet, dass durch Wegnahme des Gehirns die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wird. Von den höheren Centralorganen scheinen also fortwährend Einflüsse auszugehen, welche die Reizbarkeit der tiefer gelegenen Reflexcentren vermindern. Man pflegt solche Einflüsse allgemein als hemmende Wirkungen zu bezeichnen. Eine stärkere Hemmung erfahren meistens die Reflexcentren,

---

1) Zuweilen hat man zwar auch einen Uebergang der Erregungen von der motorischen auf die sensorische Nervenbahn, eine sogenannte Reflexempfindung, angenommen. Aber die hierher gezählten Erscheinungen gehören zum Theil, wie die Empfindung der Anstrengung bei der Muskelbewegung, in ein ganz anderes Gebiet, zum Theil sind sie überhaupt zweifelhafter Natur. Vgl. Volkmann, Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterbuch der Physiol. II. S. 530. Angemessener würde wohl der Ausdruck »Reflexempfindungen« auf diejenigen Empfindungen anzuwenden sein, die durch Reizung einer sensibeln Hautstelle an einer andern sensibeln Hautstelle entstehen. Solche Mitempfindungen zeigen, wie Kowalewsky beobachtete, bestimmte regelmäßige Beziehungen zwischen dem Ort der primären Reizung und dem Ort der Secundärempfindung. Beide Orte gehören stets der gleichen Körperseite an, und die Mitempfindung ist außerdem durch ihre Schmerzqualität sowie durch ihr rasches Entstehen und Verschwinden ausgezeichnet. (Aus dem Russ. in Hofmann und Schwalbe, Jahresber. f. Physiol. 1884, S. 26.)

wenn irgend welche andere sensorische Centraltheile, mit denen sie zusammenhängen, gleichzeitig gereizt werden. Der durch Erregung einer sensibeln Rückenmarkswurzel oder ihrer peripherischen Ausbreitung ausgelöste Reflex wird also gehemmt, wenn man gleichzeitig entweder gewisse Centraltheile, wie die Hinterstränge des Rückenmarks, die Vier- und Sehhügel, oder eine andere sensible Wurzel oder endlich peripherische Organe erregt, in denen Empfindungsnerven sich ausbreiten[1]). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der Einfluss der Großhirnhemisphären demselben Gebiet von Erscheinungen zugehört, indem auch er wahrscheinlich von den Endigungen der sensorischen Leitungsbahnen in der Hirnrinde ausgeht. Hiernach dürfte der Mechanismus der Reflexhemmung überall ein übereinstimmender sein: Reflexe werden gehemmt, wenn die sensorischen Zellen, welche ihre Erregung auf motorische übertragen sollen, gleichzeitig von andern sensorischen Gebieten her in einer gewissen Stärke erregt werden.

Die einfache Reflexbewegung ist ein Vorgang, welcher an und für sich den niedrigeren Centralgebieten des Nervensystems zufällt. Denn eine sensible Reizung wird auf eine motorische Bahn da am leichtesten und unter den einfachsten Bedingungen übergehen, wo sensible und motorische Nervenkerne nahe bei einander gelagert und durch Centralfasern verbunden sind. Diejenigen Theile des Centralorgans, aus welchen unmittelbar einander zugeordnete Empfindungs- und Bewegungsnerven hervortreten, also das Rückenmark und das verlängerte Mark, sind daher auch vorzugsweise der Sitz der Reflexaction. Wie das Rückenmark in seiner ganzen Länge ein gleichförmiges Ursprungsgesetz seiner Nerven zeigt, so verhalten sich die von demselben ausgehenden Reflexe gleichförmig, indem sie lediglich nach den früher erörterten Leitungsgesetzen mit wachsendem Reiz oder wachsender Reizbarkeit sich ausbreiten (S. 104). Von verwickelterer Beschaffenheit sind die Reflexe, welche dem verlängerten Mark angehören. Dieses Organ ist der Sitz einer Anzahl zusammengesetzter Reflexbewegungen, denen bei verschiedenen physiologischen Functionen eine wichtige Rolle zukommt. Hierher gehören namentlich die Bewegungen des Ein- und Ausathmens sowie einige mit ihnen nahe zusammenhängende Vorgänge, wie das Husten, Niesen, Erbrechen, ferner die Muskelwirkungen beim Schluckacte, die mimischen Bewegungen, die Herzbewegungen und die Gefäßinnervation. Viele dieser Reflexe stehen in inniger Wechselbeziehung, worauf schon der Umstand hinweist, dass die peripherischen Bahnen für die verschiedenen Reflexe vielfach in den nämlichen Nervenstämmen

---

1) Die näheren Bedingungen dieser Reflexhemmung werden wegen ihrer Bedeutung für die physiologische Mechanik der Nervencentren unten in Cap. VI besprochen.

verlaufen. Einzelne der genannten Vorgänge, wie die Athmungs- und Herzbewegungen, erfolgen, da sie gleichzeitig von andern Ursachen abhängen, auch dann noch, wenn die Reflexbahnen unterbrochen sind; die Vorgänge stehen daher in diesem Fall nur unter dem mitbestimmenden Einflusse des Reflexes. Andere, wie die Schluckbewegungen, scheinen reine Reflexe zu sein, indem sie durch Unterbrechung der sensibeln Leitung zu dem Reflexcentrum aufgehoben werden, auch wenn die motorische Leitung zu den Muskeln, die der betreffenden Bewegung vorstehen, unversehrt geblieben ist. Alle diese durch das verlängerte Mark vermittelten Reflexe unterscheiden sich von den Rückenmarksreflexen dadurch, dass die sensibeln Reize in der Regel sogleich auf eine größere Zahl motorischer Bahnen übergehen. Schon bei schwachen Reizen ist deshalb die Bewegung ausgebreiteter, indem entweder gleichzeitig oder successiv verschiedene Muskelgruppen in Action versetzt werden. Viele sind daher auch von vornherein bilateral, breiten sich nicht erst bei starken Reizen auf die andere Seite aus. So sind an den Athembewegungen, welche durch Erregung der Lungenausbreitung des zehnten Hirnnerven ausgelöst werden, stets motorische Wurzeln betheiligt, die beiderseits aus der medulla oblongata sowie aus dem Hals- und Brusttheil des Rückenmarks entspringen. Zugleich ist die Athembewegung das Beispiel eines Reflexes, der vermöge einer Art von Selbststeuerung den Grund zu seiner fortwährenden rythmischen Wiederholung in sich trägt. Während nämlich das Zusammensinken der Lunge bei der Exspiration reflectorisch die Inspiration in Wirkung versetzt, erregt umgekehrt die Aufblähung der Lunge bei der Inspiration die Exspirationsmuskeln. Ist der bei der Einathmung stattfindende Reflexantrieb der Exspiratoren zu schwach, um eine active Anstrengung derselben hervorzubringen, so hemmt er nur die antagonistischen Inspiratoren. Dies ist der Fall bei der gewöhnlichen ruhigen Athmung, bei der nur die Inspiration, nicht die Exspiration mit activer Muskelanstrengung verbunden ist. Durch eine andere Weise der Selbstregulirung scheint bei den Schluckbewegungen die regelmäßige Aufeinanderfolge der Vorgänge vermittelt zu sein. Der Act des Schluckens besteht in Bewegungen des Gaumensegels, des Kehlkopfs, des Schlundes und der Speiseröhre, die, sobald ein Reiz auf die Schleimhaut des weichen Gaumens einwirkt, in regelmäßiger Zeitfolge sich an einander reihen. Vielleicht wird in diesem Fall die Succession der Bewegungen dadurch bewirkt, dass die Reizung des weichen Gaumens zunächst nur die Bewegung der Gaumenmuskeln auslöst, dass aber die letztere selbst wieder ein Reiz ist, welcher reflectorisch die Hebung des Kehlkopfes und die Contraction der Schlundmuskeln hervorbringt. So sind wahrscheinlich alle diese Reflexe des verlängerten Marks, deren nähere Schilderung wir

übrigens der Physiologie überlassen müssen, ausgezeichnet durch die Combination von Bewegungen zur Erzielung bestimmter Effecte, wobei die Art der Combination oft durch eine Selbstregulirung zu Stande kommt, die in der wechselseitigen Beziehung mehrerer Reflexmechanismen begründet liegt. Eine weitere bemerkenswerthe Eigenschaft dieser Reflexe besteht darin, dass die motorische Bahn einer bestimmten Reflexbewegung zuweilen noch mit einer zweiten sensibeln Bahn in Verbindung steht, von der aus nun die nämliche Bewegung angeregt werden kann. Insbesondere von den Centren der Athmung erstrecken sich solche sensorische Seitenbahnen, durch welche das combinirte Zusammenwirken der Respirationsmuskeln auch noch zu andern Zwecken als denen der Luftfüllung und Luftentleerung der Lunge nutzbar gemacht wird. Hierher gehört die Verbindung der sensibeln Nerven der Kehlkopf- und Luftröhrenschleimhaut (des obern und theilweise auch des untern Kehlkopfnerven) sowie der in der Nase sich ausbreitenden Zweige des fünften Hirnnerven mit dem Centrum der Exspiration. Reizung jener sensibeln Gebiete bewirkt daher zuerst Hemmung der Einathmung und dann heftige Ausathmung. Der letzteren geht aber, weil die unten zu erwähnenden Einflüsse automatischer Erregung fortdauern, eine kräftige Inspiration als nächste Folge der entstandenen Hemmung voran. So sind demnach Husten und Niesen Exspirationsreflexe, die aber nicht von dem sensibeln Gebiet der Ausbreitung des Lungenvagus aus erregt werden, von welchem der gewöhnliche Antrieb zur Exspiration ausgeht. Beide unterscheiden sich dadurch, dass die Reizung der Nasenäste des Trigeminus immer neben den Respirationsmuskeln zugleich den motorischen Angesichtsnerven, den Facialis, zum Reflex anregt. Hierdurch bildet dieser Reflex den unmittelbaren Uebergang zu den mimischen Reflexen des Lachens, Weinens, Schluchzens u. s. w., bei denen sich ebenfalls die Antlitz- mit den Respirationsmuskeln zu combinirter Thätigkeit vereinigen [1]). Wie von dem Centrum der Exspiration eine sensible Seitenbahn zur Schleimhaut der Luftwege geht, so führt eine ähnliche vom Centrum der Inspiration zur allgemeinen Körperbedeckung. Man erklärt sich auf diese Weise die Inspirationsbewegungen, welche starke Reizung, namentlich Kältereizung, der Haut herbeiführt.

Aber nicht nur ist insgemein in der medulla oblongata eine bestimmte motorische Reflexbahn mit verschiedenen sensorischen Bahnen verknüpft, sondern es kann auch umgekehrt eine und dieselbe sensorische Bahn mit mehreren Reflexcentren in Verbindung treten, so dass bei ihrer Reizung verschiedenartige Bewegungsreflexe gleichzeitig entstehen. Hierher gehören

1) Diese sowie die übrigen mimischen Reflexe werden wegen ihrer vorwiegend psychologischen Bedeutung bei den Ausdrucksbewegungen (Abschnitt V, Cap. XXII) näher besprochen werden.

schon die oben erwähnten mimischen Reflexe, bei denen sich Athmungsbewegungen mit Bewegungen der Antlitzmuskeln combiniren. Durch eine ähnliche Beziehung kommt, theilweise wenigstens, die Wechselwirkung der Athmungs- und Herzbewegungen zu Stande. Zum Herzen gehen zweierlei Nervenbahnen, welche die Schlagfolge desselben in entgegengesetzter Weise verändern: die einen sind Beschleunigungsnerven, sie erhöhen die Frequenz der Herzschläge, die andern sind Hemmungsnerven, sie vermindern dieselbe oder bringen das Herz gänzlich zum Stillstand. Beide können reflectorisch erregt werden; aber bestimmte sensible Bahnen stehen mit dem Centrum der Beschleunigungsfasern, die sich in den Rückenmarksnerven für das letzte Hals- und erste Brustganglion des Sympathicus zum Herzen begeben, andere mit dem Centrum der Hemmungsfasern, die vorzugsweise in den Herzästen des Vagus verlaufen, in nächster Verbindung. So bewirkt Reizung der meisten sensibeln Nerven, namentlich der Hautnerven, der Kehlkopfnerven, der Eingeweidenerven, Hemmung, Reizung der in die Muskeln tretenden sensibeln Fäden Beschleunigung des Herzschlags; die letztere Erfahrung erklärt die gesteigerte Herzaction, welche allgemeine Muskelanstrengungen begleitet. Von ähnlich entgegengesetztem Einflusse sind nun die Bewegungen der Lunge: ihr Aufblähen beschleunigt, ihr Zusammensinken vermindert die Herzfrequenz. Deshalb sind die Athembewegungen regelmäßig von Schwankungen des Pulses begleitet, indem dessen Häufigkeit bei der Inspiration zu-, bei der Exspiration abnimmt. In Folge dieses Wechsels wird aber die Blutbewegung im ganzen durch verstärkte Athembewegungen beschleunigt. Eine ähnliche Wechselwirkung findet sich zwischen den Reflexbeziehungen der Herz- und Gefäßinnervation. Die Gefäße sind gleich dem Herzen von bewegenden und hemmenden Nerven beeinflusst, die beide reflectorisch erregt werden können. Die Reizung der meisten sensibeln Nerven löst den Bewegungsreflex aus, wirkt also auf jene Nervenfasern, welche, da sie die kleinen arteriellen Blutgefäße verengern und so in den größeren Arterien Erhöhung des Blutdrucks hervorbringen, die pressorischen Fasern genannt werden; nur die der gereizten Hautstelle selbst zugehörigen Gefäße pflegen sich sogleich oder nach einer rasch vorübergehenden Verengerung zu erweitern und so die bekannte Hyperämie und Röthe der gereizten Theile zu veranlassen. Aber einzelne sensible Gebiete gibt es, die umgekehrt mit den hemmenden oder depressorischen Fasern der Gefäße in directem Reflexzusammenhang stehen, deren Reizung also ausgebreitete Erweiterung der kleineren Gefäße nach sich zieht. Hierher gehören namentlich gewisse Fasern des Vagus, die im Herzen selbst als dessen sensible Nerven sich ausbreiten, Fasern, die wahrscheinlich speciell dieser durch den Reflex vermittelten Wechselwirkung zwischen Herz- und Gefäßinnervation bestimmt sind. Die

normale physiologische Reizung derselben muss nämlich bei gesteigerter Herzaction eintreten. Eine solche bewirkt nun Erhöhung des Blutdrucks und stärkere Bluterfüllung des arteriellen Systems, Wirkungen, die nur compensirt werden können durch eine Erweiterung der kleinen Arterien, welche dem Blute den Abfluss in die Venen gestattet und damit gleichzeitig den arteriellen Blutdruck herabsetzt. So stehen alle diese Reflexe des verlängerten Marks in einer Wechselwirkung, vermöge deren sich die von jenem Centralorgan abhängigen Functionen gegenseitig reguliren und unterstützen. Ein heftiger Kältereiz auf die äußere Haut bewirkt reflectorisch Inspirationskrampf und Herzstillstand. Der Gefahr, die hierdurch dem Leben droht, wird aber gesteuert, indem die ausgedehnte Lunge reflectorisch Exspiration und Beschleunigung der Herzbewegungen erregt, während gleichzeitig die Reizung der Haut durch einen weiteren Reflex Verengerung der kleineren Arterien herbeiführt und so die allzu weit gehende Entleerung des still stehenden Herzens verhütet.

Wahrscheinlich sind die Nervenkerne des verlängerten Marks sammt den zwischen ihnen verlaufenden Centralfasern als die hauptsächlichsten Reflexcentren dieses Centralorgans zu betrachten. Die complicirte Beschaffenheit seiner Reflexe scheint sich hinreichend aus den veränderten anatomischen Bedingungen jener Nervenkerne zu erklären. Indem dieselben im allgemeinen strenger von einander isolirt sind, als die Ursprungscentren der Rückenmarksnerven, dafür aber bestimmte Kerne durch besondere Centralfasern unter einander sowie mit Fortsetzungen der Rückenmarksstränge näher verknüpft werden, erklärt sich wohl die in sich abgeschlossenere, auf einzelne Zwecke gerichtete Natur der Oblongatareflexe. Insoweit sich Rückenmarksfasern in größerer Zahl an den Reflexen der Oblongata betheiligen, ist es möglich, dass sich dieselben zunächst in grauer Substanz sammeln und dann erst von dieser aus mit den ihnen zugeordneten Nervenkernen in Verbindung treten. So werden also vielleicht die motorischen Respirationsfasern in einem besondern Ganglienkern gesammelt, der mit dem Vaguskern in Verbindung steht. Manchen der zerstreuten grauen Massen in der reticulären Substanz könnte eine solche Bedeutung zukommen. Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, dass so complicirte Bewegungen wie die Athem-, Schluck- und mimischen Bewegungen je einen einzigen Ganglienkern als ihnen eigenthümliches Reflexcentrum besitzen. Abgesehen nämlich davon, dass derartige Centren für complicirte Reflexe nicht nachgewiesen werden konnten, widerstreitet die Natur jener Bewegungen selbst dieser Annahme. So müssen wir für die Athembewegungen augenscheinlich zwei Reflexcentren voraussetzen, eines für die In-, ein anderes für die Exspiration. Gewisse mimische Bewegungen, wie Lachen, Weinen, erklären sich viel anschaulicher, wenn

man eine Reflexverbindung annimmt, die gewisse sensible Bahnen gleichzeitig mit den Respirationscentren und bestimmten Theilen des Facialiskernes verbindet, als wenn man ein besonderes Hülfsganglion statuirt, welches diese complicirten Bewegungen direct zur Ausführung bringt. Ebenso sind die Schluckbewegungen, analog den Athembewegungen, aus dem Princip der Selbstregulirung abzuleiten, indem man voraussetzt, dass der erste Bewegungsact des ganzen Vorganges zugleich den Reflexreiz für den nächsten, dieser für den weiter folgenden mit sich führt.

Unter den vier sogenannten specifischen Sinnesreizen sind es hauptsächlich zwei, die von sensibeln Nerven aus Reflexe vermitteln: die Geschmackseindrücke und der Lichtreiz. Die ersteren stehen in Reflexbeziehung zu den Bewegungen des mimischen Ausdrucks, Reflexen, von denen einzelne sich, wie schon oben bemerkt wurde, leicht mit Athmungsreflexen combiniren, woraus auf eine nähere Verbindung der entsprechenden Reflexcentren geschlossen werden kann[1]). Der Lichtreiz verursacht regelmäßig einen doppelten Reflex: erstens Schließung des Augenlids mit Richtung beider Augen nach innen und oben, und zweitens Verengerung der Pupille; beide Reflexe sind bilateral, doch ist bei schwächeren Erregungen die Bewegung auf der gereizten Seite die stärkere[2]). Vom Hör- und Riechnerven werden Reflexe im Gebiet der zugehörigen äußeren Sinneswerkzeuge ausgelöst, zu denen sich bei stärkeren Reizen entsprechende Bewegungen des Kopfes hinzugesellen. Beim Menschen beschränken sich die nächsten Gehörsreflexe meistens auf die Contractionen des Trommelfellspanners, die wohl jede Schallreizung begleiten; reflectorische Bewegungen des äußern Ohrs sind dagegen bei vielen Thieren deutlich zu beobachten.

Die Fähigkeit, bei starkem Reiz oder gesteigerter Reizbarkeit ausgebreitetere Reflexe hervorzubringen, welche über das Gebiet der engeren

---

1) Der Geschmack ist der einzige unter den sogenannten Specialsinnen, der an zwei verschiedene Nerven, an den Glossopharyngeus und den Zungenast des Trigeminus, gebunden zu sein scheint. Die hauptsächlichste Reflexverbindung beider ist die mit dem Facialis, welcher die mimischen Bewegungen beherrscht. Die Beziehung der letzteren Bewegungen sowie des Niesens, das durch peripherische Reizung des Nasenastes vom Trigeminus entsteht, zu den Athembewegungen deutet auf eine Verbindung der Kerne genannter Nerven mit dem Vaguskern hin, welcher letztere wahrscheinlich direct durch Centralfasern mit den Ursprüngen der motorischen Respirationsnerven verbunden ist, und zwar der eine Theil des Kerns mit den Inspirations-, der andere mit den Exspirationsnerven.

2) Die Schließung des Augenlids ist Reflex auf den Facialis, die Verengerung der Pupille und die Aufwärts- und Innenwendung Reflex auf den Oculomotorius. Alle diese Fälle kommen auch als Mitbewegungen vor. Wenn wir z. B. das Auge willkürlich schließen, so wenden wir den Augapfel nach oben und innen, und wenn wir die letztere Bewegung ausführen, so verengert sich gleichzeitig die Pupille. Auf weitere Reflexverbindungen des Sehnerven weist außerdem die Beobachtung hin, dass die Reizung desselben Herz- und Athembewegung beeinflusst, bez. zum Stillstande bringt. (Christiani, Verh. der physiol. Ges. zu Berlin, 1879—80, S. 280.)

Reflexverbindung hinausgreifen, ist bei den Hirnnerven bestimmter ausgebildet als bei den Rückenmarksnerven. Beim Sehnerven verbindet sich der Reflex auf die den Augapfel bewegenden Muskeln bei gesteigerter Reizung mit den entsprechenden Muskeln der Kopfbewegung, der Facialisreflex auf den Schließmuskel des Auges kann von Mitbewegungen der übrigen mimischen Antlitzmuskeln begleitet sein. Eine größere Ausdehnung können die von den Geschmacksnervenfasern ausgehenden Reflexe gewinnen, indem sie außer dem Antlitznerven leicht auch das Vaguscentrum ergreifen. Meist auf ihr ursprüngliches Reflexgebiet beschränkt bleibt die Reizung der sensibeln Respirationsnerven. Die stärkste Erregung der centralen Stränge des Lungenvagus bewirkt neben dem Inspirationstetanus keine weiteren Reflexe. Erheblicher sind die Reflexverbindungen der exspiratorischen Fasern. Reizung der sensibeln Kehlkopfnerven, namentlich ihrer peripherischen Enden, ergreift leicht noch die Muskeln des Antlitzes und der oberen Extremität. In die allseitigste Reflexbeziehung ist aber der mächtigste sensible Hirnnerv, der Trigeminus, gesetzt. Zunächst greift seine Reizung auf seine eigene, die Kaumuskeln versorgende motorische Wurzel, dann auf den Antlitznerven, die Respirationsnerven und endlich auf die gesammte Muskulatur des Körpers über. Dieses Verhalten erklärt sich leicht einerseits daraus, dass der Trigeminus unter allen Empfindungsnerven die größte sensible Fläche beherrscht, und dass daher auch seine Nervenkerne ein weites Gebiet einnehmen, das zu vielseitigen Verbindungen mit motorischen Ursprungscentren Veranlassung gibt; anderseits kommen die speciellen Lagerungsverhältnisse seiner Kerne in Rücksicht. Die oberen dieser Kerne sind nämlich über die eigentliche medulla oblongata hinauf in die Brücke verlegt, in jenes Gebilde also, in welchem die aufsteigenden Markstränge unter Interpolation grauer Substanz zu den verschiedenen Bündeln des Hirnschenkels sich ordnen. Verletzungen des verlängerten Marks und der Brücke in der Nähe der Quintuskerne haben daher allgemeine Reflexkrämpfe im Gefolge, wobei übrigens an diesen auch die Reizung anderer sensibler Wurzeln der medulla oblongata betheiligt sein mag [1].

Fast alle Reflexerscheinungen tragen den Charakter der Zweckmäßigkeit an sich. Bei den Oblongatareflexen erhellt dies unmittelbar aus der oben gegebenen Schilderung ihrer Bedingungen und ihres geordneten Zusammenwirkens. Auch bei den Rückenmarksreflexen gibt sich aber dieser zweckmäßige Charakter in den einzelnen Beobachtungen meistens zu erkennen: wenn z. B. eine Hautstelle gereizt wird, so bewegt

1) NOTHNAGEL, VIRCHOW's Archiv XLIV, S. 4. BINSWANGER, Arch. f. Psych. XIX, S. 759.

das Thier den Arm oder das Bein in einer Weise, die sichtlich auf die Entfernung des Reizes gerichtet ist; wird der Reflex stärker, so betheiligt sich zunächst die gegenüberliegende Extremität in entsprechendem Sinne, oder das Thier führt eine Sprungbewegung aus, durch welche es der Einwirkung des Reizes zu entfliehen scheint. Nur wenn die Bewegungen einen krampfhaften Charakter annehmen, wie es bei sehr starken Reizen oder gesteigerter Erregbarkeit vorkommt, verlieren sie diesen Charakter der Zweckmäßigkeit. Der letztere hat nun hier die Frage veranlasst, ob die Reflexe als mechanische Erfolge der Reizung und ihrer Ausbreitung in dem Centralorgan oder aber als Handlungen von psychischem Charakter anzusehen seien, die als solche, ähnlich wie die willkürlichen Bewegungen, einen gewissen Grad von Bewusstsein voraussetzen lassen. Aber in dieser Form ist die Frage offenbar falsch gestellt. Dass die Einrichtungen des Centralorgans, ähnlich denjenigen einer mit umfassenden Selbstregulirungen versehenen Maschine, zweckmäßige Erfolge mit mechanischer Nothwendigkeit herbeiführen, daran kann, namentlich angesichts der in hohem Grade zweckmäßigen und dennoch auf bestimmten mechanischen Bedingungen beruhenden Beschaffenheit der Oblongatareflexe, nicht wohl gezweifelt werden. Es fragt sich nur, ob diese Erfolge gleichzeitig eine psychische Seite besitzen, also in der Form von Vorstellungen dem Bewusstsein gegeben sind. Da wir uns hier nur mit den körperlichen Grundlagen des Seelenlebens zu beschäftigen haben, so werden wir auf diese psychologische Frage erst an einer späteren Stelle eingehen können[1].

2. Automatische Functionen.

Mehrere unter den motorischen Gebieten, die aus Anlass eines Reflexes in Function treten können, empfangen gleichzeitig Impulse, die unmittelbar von ihren Centralpunkten ausgehen. Alle solche Erregungen, welche den Nervencentren nicht von außen mitgetheilt sind, sondern in ihnen selbst entspringen, pflegt man automatische Erregungen zu nennen. Nicht nur Muskelbewegungen, sondern auch Empfindungen und Hemmungen bestimmter Bewegungen können auf diese Weise entstehen. Nicht immer aber ist es leicht, die automatische Reizung von solchen Erregungen zu unterscheiden, die aus äußeren Reizen hervorgehen oder wenigstens dem erregten Centrum von außen, z. B. von irgend einem andern Punkt des Centralorgans, mitgetheilt sind. Auf alle unsere Sinne wirken fortwährend schwache Reize ein, die zum Theil in den Struc-

1) Vgl. Abschn. IV, Cap. XV u. Abschn. V, Cap. XXI.

turverhältnissen der Sinnesorgane selbst ihren Grund haben. Diese schwachen Erregungen, wie sie z. B. durch den Druck bewirkt werden, unter dem die Netzhaut im Auge, die schallpercipirenden Membranen im Gehörlabyrinth stehen, sind natürlich für die empfindenden Nervencentren den äußeren Erregungen äquivalent. Sondern wir nun derartige Fälle ab, so bieten sich vor allem plötzlich auftretende Veränderungen in der chemischen Constitution der Nervensubstanz, sei es dass diese unmittelbar in ihr selbst entstehen oder durch Veränderungen des Blutes verursacht werden, als die Ausgangspunkte automatischer Erregungen dar.

Unter dem Einfluss automatischer Erregungen von Seiten des Rückenmarks scheinen die Muskeln gewisser Organe des Ernährungsapparates zu stehen; so die Ringmuskeln der Blutgefäße, deren Lumen sich nach Durchschneidungen des Rückenmarks erweitert [1]), sowie die Schließmuskeln der Blase und des Darms [2]), an denen man ähnliche Erfolge beobachtet hat. Zweifelhafter ist es, ob solche dauernde, sogenannte tonische Erregungen auch den Skeletmuskeln zufließen, wie dies vielfach angenommen wurde. Die Durchschneidung eines zum Muskel sich begebenden Nerven hat nämlich keine anderen Erfolge, als sie auch nach einer auf sonstige Weise vorgenommenen Reizung der Muskelnerven eintreten [3]). Andere Erscheinungen, die auf eine tonische Erregung bezogen werden können, sind nachweislich reflectorischer Natur: so beobachtet man an vertikal befestigten Thieren eine schwache Contraction der Beine, die aber regelmäßig aufhört, sobald die hinteren Rückenmarkswurzeln durchschnitten sind [4]).

Von ungleich größerer Bedeutung sind diejenigen automatischen Erregungen, die von dem verlängerten Mark ausgehen, obgleich sie sich

1) Goltz und Freusberg, Pflüger's Archiv XIII, S. 460.

2) Masius, Bulletin de l'académie de Belg. 1867, 68, T. 24 et 25.

3) Heidenhain, Physiologische Studien, Berlin 1856, S. 9. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig 1858, S. 54 f. In letzterer Schrift sind Beobachtungen mitgetheilt, welche zeigen, dass jede Nervenreizung bald, bei geringerer Belastung, eine nachdauernde Verkürzung, bald, bei größerer Belastung, eine nachdauernde Verlängerung des Muskels hinterlässt, und dass die der Durchschneidung folgende Nachwirkung sich in nichts von derjenigen anderer Zuckungen unterscheidet. Aehnliche Beobachtungen hat neuerdings Tschirjew (du Bois-Reymond's Archiv 1879, S. 78) an Kaninchen angestellt und daraus auf einen Tonus geschlossen, den er übrigens, entsprechend dem sogleich zu erwähnenden Brondgeest'schen Phänomen, als einen reflectorischen auffasst und mit den von Erb (Archiv f. Psychiatrie V, S. 792) durch Reizung gewisser Muskelfasern erzielten Reflexen in Verbindung bringt. Ich habe einigen Zweifel, ob die von Tschirjew beobachteten Nachwirkungen der Nervendurchschneidung von den gewöhnlichen Nachwirkungen der Nervenreizung verschieden sind. Doch soll nach diesem Beobachter zugleich eine Zunahme der elastischen Nachschwingungen in Folge der Durchschneidung eintreten.

4) Brondgeest, Onderzoekingen over den tonus der willekeurige spieren. Utrecht 1860, S. 90. Auch dann verschwindet die Contraction, wie Cohnstein beobachtete, wenn das Bein unterstützt wird, indem man es auf einen Quecksilberspiegel lagert (Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1863, S. 165).

auch hier unter normalen Verhältnissen auf die Innervation gewisser der Mechanik der Ernährung dienender Muskelgebiete zu beschränken scheinen. Die meisten der Reflexcentren, die wir vorhin in der Oblongata kennen lernten, sind zugleich automatische Centren. Die betreffenden Bewegungen dauern daher fort, auch wenn der sensorische Theil der Reflexbahn unterbrochen wurde. Hierher gehören die Athem- und Herzbewegungen, sowie die Innervation der Blutgefäße. Jedem dieser Vorgänge entsprechen, wie wir sahen, zwei Centren, die jedenfalls auch räumlich gesondert sind: den Athembewegungen Centren der In- und der Exspiration, den Herzbewegungen Centren der Beschleunigung und der Hemmung des Herzschlags, der Gefäßinnervation Centren der Verengerung und der Erweiterung des Gefäßraumes. Von diesen Reflexcentren ist nun immer nur je eines zugleich automatisches Centrum oder steht wenigstens unter der vorwiegenden Wirkung der inneren Reize: so bei den Athembewegungen das Centrum der Inspiration, bei den Herzbewegungen das Centrum der Hemmung des Herzschlags, bei der Gefäßinnervation das Centrum der Gefäßverengerung. Vielleicht ist es die Lage der betreffenden Nervenkerne und die Art der Blutvertheilung in denselben, wodurch sie den automatischen Erregungen vorzugsweise zugänglich werden. Der normale physiologische Reiz aber, der, wie es scheint, die Erregung herbeiführt, ist jene Beschaffenheit des Blutes, welche sich beim Stillstand der Athmung oder überall da ausbildet, wo die Entfernung der oxydirten Blutbestandtheile gehindert ist. Im allgemeinen also scheinen Oxydationsproducte, theils das letzte Verbrennungsproduct, die Kohlensäure, theils niedrigere noch unbekannte Oxydationsstufen, in dem dyspnoischen Blut als Nervenreize zu wirken[1]. Die Anhäufung dieser Stoffe erregt das inspiratorische Centrum: es entsteht eine Einathmung, die nun wieder in Folge der Aufblähung der Lunge das Exspirationscentrum reflectorisch erregt (S. 181). So schließt in jener automatischen Reizung der Kreis der Selbstregulirungen sich ab, durch welche der Athmungsprocess fortwährend im Gange erhalten wird. Den ersten Anstoss gibt die Blutveränderung: sie erregt als innerer Reiz die Einathmung. Damit ist aber auch der weitere periodische Verlauf von selbst gegeben. Dem durch die Ausdehnung der Lunge erregten Exspirationsprocess folgt beim Zusammensinken des Organs Inspirationsreflex und gleichzeitig in Folge der erneuten Ansammlung von Oxydationsproducten abermalige automatische Reizung des Centrums der Inspiration.

Der automatischen Innervation des Hemmungscentrums für das Herz und des pressorischen Centrums für die Blutgefäße liegen, wie es scheint, die nämlichen Blutveränderungen zu Grunde. Man nimmt gewöhnlich an,

1) Vgl. mein Lehrbuch der Physiol. 4. Aufl. S. 412.

dass es sich in beiden Fällen um Erregungen handelt, die nicht, wie bei der Athmung, in Folge der Selbstregulirung der Reizung rhythmisch auf- und abwogen, sondern um solche, die dauernd in gleichmäßiger Größe anhalten. Man folgert dies daraus, dass Trennung der Hemmungsnerven des Herzens, der Vagusstämme, den Herzschlag dauernd beschleunigt, und dass Trennung der Gefäßnerven eine bleibende Erweiterung der kleinen Arterien herbeiführt. Aber diese Thatsachen schließen nicht aus, dass nicht die automatische Erregung in beiden Fällen zwischen gewissen Grenzen auf- und abschwanke. In der That sprechen hierfür mehrere Erscheinungen, wie die abwechselnden Verengerungen und Erweiterungen, die man zuweilen an den Arterien beobachtet, und die meist nach Durchschneidung der Nerven verschwinden, ferner der Zusammenhang der Pulsfrequenz mit der Athmung, der zwar theilweise, wie wir gesehen haben, von den Volumänderungen der Lunge abhängt und durch Reflex sich erklärt, zum Theil aber noch auf einen andern Ursprung hinweist, da längerer Stillstand der Athmung, mag er in In- oder Exspirationsstellung erfolgen, auch das Herz zum Stillstande bringt. Beim Erstickungstod tritt ferner regelmäßig neben starker Erregung der Inspirationsmuskeln Verengerung der Blutgefäße und Hemmung des Herzschlags ein. Hiernach ist zu vermuthen, dass die automatische Reizung aller jener Centren der medulla oblongata auf analogen Blutveränderungen beruht, und die beobachteten Verschiedenheiten können leicht in den Verhältnissen der peripherischen Nervenendigungen ihren Grund haben. Wir dürfen nämlich nicht übersehen, dass das Inspirationscentrum mit gewöhnlichen motorischen Nerven in Verbindung steht, deren Muskeln Schwankungen der Reizstärke, wenn sie nicht allzu rasch auf einander folgen, mit Remissionen ihrer Thätigkeit beantworten. Anders verhält sich dies mit den Herz- und Gefäßnerven. Sie treten zunächst mit den Ganglien des Herzens und der Gefäßwandungen in Verbindung und modificiren nur die von diesen an und für sich schon ausgehenden Innervationseinflüsse. Von allen Nerven getrennt, pulsirt das Herz, wenn auch in geändertem Rhythmus, fort, und bleibt die Gefäßwandung wechselnder Verengerungen und Erweiterungen fähig. Die Ursachen, welche die Erregung dieser peripherischen Centren bestimmen, sind wahrscheinlich denjenigen sehr ähnlich, die im verlängerten Mark der Athmungsinnervation zu Grunde liegen, und gleich diesen aus automatischen und reflectorischen Vorgängen zusammengesetzt, wobei der rhythmische Verlauf am Herzen und das Gleichgewicht zwischen Erregung und Hemmung an den Gefäßen ebenfalls durch Selbstregulirungen zu Stande kommen, deren nähere Natur aber noch unerforscht ist [1].

---

1) Zwar sind bis jetzt nur Hypothesen in dieser Beziehung möglich, immerhin

Ueberall nun, wo ein in einem Nerven geleiteter Reiz durch das Mittelglied von Ganglienzellen, sei es erregend, sei es hemmend, auf motorische Apparate wirkt, da wird der Vorgang in seinem Verlauf verlangsamt, so dass er sich über eine größere Zeit vertheilt[1]). Demgemäß können auch Schwankungen der Reizung, die verhältnissmäßig rasch vorübergehen, in solchen Fällen immer noch mit einer gleichmäßig andauernden Erregung beantwortet werden. So stehen denn Athmungs-, Herz- und Gefäßinnervation auch insofern in gegenseitiger Beziehung, als die automatischen Erregungen, aus welchen sie entspringen, wahrscheinlich auf die nämliche Quelle zurückleiten. Die Centren dieser Bewegungen bieten, wie es scheint, den inneren Reizen besonders günstige Angriffspunkte, denn kein anderes Centralgebiet reagirt so empfindlich wie dieses auf Schwankungen der Blutbeschaffenheit. Bei den übrigen Theilen des centralen Nervensystems kommen wahrscheinlich die Einflüsse des Blutes immer erst dadurch zur Wirksamkeit, dass von jenen Centren der Athmungs-, Herz- und Gefäßinnervation aus der Blutstrom Veränderungen erfährt, welche zur Quelle centraler Reizung werden, so dass auch die automatischen Erregungen der höheren Centralorgane zum Theil im verlängerten Mark ihren Ursprung haben. So bilden Erregungen des Gefäßnervencentrums, die den Blutstrom im Gehirn hemmen, wahrscheinlich in vielen Fällen die Ursache allgemeiner Muskelkrämpfe. Der Ausgangspunkt der Reizung ist hier wohl meistens die Brücke, vielleicht zuweilen auch ein weiter nach vorn gelegener motorischer Hirntheil, wie die vorderen Hirnganglien, Streifenhügel und Linsenkern[2]). Doch bleibt es in diesen Fällen dahingestellt, ob die Bewegungen selbst nicht auf einer Reflexerregung beruhen, die von der Reizung sensibler Nervenkerne und Wurzelfasern ausgeht[3]). Aehnliche Muskelkrämpfe von beschränkterer Ausdehnung kann das dyspnoische Blut durch Reizung des Rückenmarks hervorbringen[4]).

Von den über der Hirnbrücke gelegenen Theilen scheinen automatische Erregungen nur unter gewissen Bedingungen auszugehen, die unter physiologischen Verhältnissen entweder niemals oder nur zeitweise verwirklicht

---

können solche dazu dienen, das Wesen der Vorgänge vorläufig zu veranschaulichen. So könnte man z. B. annehmen, das Blut wirke durch in ihm enthaltene Stoffe (vielleicht gleichfalls durch seine Oxydationsproducte) erregend auf die Bewegungsganglien, und zwar schneller auf diejenigen, die den Vorhof zur Contraction bringen, bei der Zusammenziehung der Vorhöfe werde aber ein Reflex ausgelöst, welcher die Bewegungen wieder hemmt.

1) Vgl. Cap. VI.

2) Kussmaul und Tenner, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen III, S. 77.

3) Vgl. oben S. 186.

4) Luchsinger, Pflüger's Archiv XIV, S. 383.

sind, und die zum Theil ebenfalls in jenen Einwirkungen der Blutcirculation, welche von den automatischen Centren der medulla oblongata bestimmt werden, ihre Quelle haben. Hierher gehören vor allem jene Reizungserscheinungen, welche die fast normalen Begleiter des Schlafes sind. Sie äußern sich am häufigsten und oft ausschließlich als Erregungen sensorischer Hirntheile. So entsteht die gewöhnliche, rein sensorische Form des Traumes, bei welcher, wahrscheinlich immer unter dem Einfluß äußerer Sinnesreize, in Folge der automatisch gesteigerten Erregbarkeit der Sinnescentren Vorstellungen von hallucinatorischem Charakter entstehen. Zuweilen vermischen sich damit auch motorische Erregungen. Es entstehen Muskelbewegungen der Sprachwerkzeuge, seltener des locomotorischen Apparates, die sich nun mit den Erscheinungen der sensorischen Erregung zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Reihe von Vorstellungen und Handlungen verknüpfen. Hierbei ist allerdings die automatische Erregung nicht mehr ausschließlich bestimmend, sondern es treten zugleich die mannigfachen Wechselwirkungen der verschiedenen sensorischen und motorischen Centraltheile hervor, wie sie theils in der ursprünglichen Organisation derselben begründet liegen, theils in Folge der Function allmählich sich ausgebildet haben. Der Ausgangspunkt der centralen Veränderungen, welche der Schlaf im Gefolge hat, liegt wahrscheinlich in den Innervationscentren des verlängerten Marks. Im Moment des Einschlafens vermehrt sich, wie Mosso durch Volummessungen des Armes nachwies, der Blutgehalt der peripherischen Organe, deren Gefäße erschlaffen, woraus auf verminderten Blutzufluss nach dem Gehirn zu schliessen ist. Bei Individuen mit Substanzverlusten des Schädels, bei denen die Volumänderungen des Gehirns mittelst manometrischer Vorrichtungen direct untersucht werden können, pflegt demgemäß das Hirnvolum im Schlafe vermindert zu werden, wogegen äußere Sinnesreize, auch wenn sie kein Erwachen herbeiführen, meist vorübergehend den Blutzufluss verstärken[1]). Dieser allgemeinen Verminderung des Blutzuflusses zum Gehirn entspricht die zunächst eintretende starke Herabsetzung der Erregbarkeit der Hirncentren und die mit ihr zusammenhängende Verdunkelung des Bewusstseins. Die so eintretende Hemmung der centralen Functionen ergreift insbesondere auch das Athmungs- und Herzcentrum, daher nicht selten während des Schlafes dyspnoische Erscheinungen auftreten. Die gesteigerte Reizbarkeit einzelner centraler Elemente der Hirnrinde, welche sich in den Phantasmen des Traumes verräth, kann nun

1) Mosso, Diagnostik des Pulses. Leipzig 1879. Ueber den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn. Leipzig 1881, S. 74 ff. Ueber die Veränderungen im Blutgehalt und in der Temperatur des Gehirns bei verschiedenen andern psychischen Zuständen, namentlich Affecten, vgl. Cap. X und XVIII.

theils darin ihren Grund haben, dass das dyspnoisch gewordene Blut direct erregend einwirkt, theils auch darin, dass in Folge der Wechselbeziehungen, in denen die verschiedenen centralen Gebiete zu einander stehen, zufällig erzeugte Reizungen einer bestimmten Region der Hirnrinde um so intensivere Wirkungen haben, je mehr sich die Nachbargebiete im Zustand latenter Erregung befinden [1]).

Wo ähnliche Erregungen des Großhirns im wachen Zustande sich einstellen, da entspringen sie sämmtlich pathologischen Veränderungen. Häufig leitet auch hier die Untersuchung auf abnorme Verhältnisse der Blutcirculation als deren letzte Bedingung hin. Solche Veränderungen können nämlich entweder einen localen Ursprung haben, indem sie von den Gefäßen der Hirnhaut oder des Gehirns selbst ausgehen, oder sie können allgemeinere Störungen des Blutlaufs begleiten, daher Gehirnerkrankungen häufig als Folgen von Herz- und Gefäßerkrankungen auftreten [2]). Aber auch in denjenigen Fällen, in denen die Gehirnerkrankung nicht direct aus Veränderungen des Blutlaufs entspringt, sind doch die Centren der Herz- und Gefäßinnervation in einer latenteren Weise betheiligt, wie sich an den Veränderungen des Pulsschlags verräth, welche alle Formen der geistigen Störung begleiten und oft als früheste Symptome dieselbe verrathen [3]). Zugleich ist es bemerkenswerth, dass hierbei die Abweichungen des Pulses denjenigen zu entsprechen scheinen, die im tiefen Schlaf und überhaupt in Zuständen der Erschöpfung des Gehirns, z. B. als Nachwirkungen heftiger Affecte, wie des Schrecks, beobachtet werden: in allen diesen Fällen sinkt, obgleich die Zahl der Herzschläge meistens vermehrt ist, jede einzelne Pulscurve langsamer als gewöhnlich, es entsteht der sogenannte »pulsus tardus« der Kliniker. Diese Erscheinungen sind durchaus im Einklang mit dem überall durch die psychiatrische Erfahrung festgestellten Satze, dass jede geistige Störung, auch wenn sie scheinbar einen rein functionellen Ursprung haben sollte, doch unausbleiblich zunehmende Veränderungen im Gehirn herbeiführt. Letztere pflegen sich anfänglich in Reizungs-, später, wenn einzelne Centraltheile functionsunfähig werden, in Ausfallssymptomen zu äußern. Ihr Sitz ist regelmäßig die Hirnrinde, und diffuse Erkrankungen der die Rinde überziehenden Gefäßhaut stellen sich

1) Vgl. hierzu die Psychologie des Traumes, Abschn. IV, Cap. XIX. Auf den oben erwähnten erregenden Einfluss des dyspnoischen Blutes weist die Thatsache hin, dass auch andere Formen automatischer oder reflectorischer Reizung, wie dyspnoische Krämpfe, epileptiforme Zuckungen, vorzugsweise leicht während des Schlafes auftreten. Weitere Thatsachen, welche die Abhängigkeit der Erregbarkeit von der latenten Energie benachbarter Nervenelemente wahrscheinlich machen, wird uns die physiologische Mechanik der Nervensubstanz kennen lehren. Vgl. Cap. VI.

2) Hasse, Lehrbuch d. Nervenkrankheiten, S. 360, 382. Wernicke, Lehrb. der Gehirnkrankheiten II, S. 10.

3) Wolff, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, XXVI, S. 273.

am häufigsten als ihre nächsten Ursachen dar. Die Reizungserscheinungen, welche die geistige Störung begleiten, sind nun in hohem Grade denen ähnlich, wie sie normaler Weise im Schlafe auftreten, nur können sie einen weit intensiveren Grad erreichen. Wie jene gehören sie theils dem sensorischen, theils dem motorischen Gebiete an. Die sensorische Erregung äußert sich in Empfindungen und Vorstellungen der verschiedenen Sinne, oft an Stärke denjenigen gleich, welche durch äußere Eindrücke geweckt werden können, und daher nicht von ihnen zu unterscheiden. Solchen Hallucinationen gesellen sich Veränderungen der subjectiven Empfindungen, der Muskel- und Organempfindungen, bei, von denen wesentlich die Richtung des Gemüthszustandes abhängt. Motorische Reizungserscheinungen treten in der Form von Zwangshandlungen auf, welche meist durch ihre ungewöhnliche Energie auffallen. Auch hier vermengen sich aber, wie in den Träumen und Traumhandlungen, die aus automatischer Reizung hervorgegangenen Empfindungen und Bewegungstriebe mit der in der ursprünglichen und erworbenen Organisation des Gehirns begründeten Disposition zu einem zusammenhängenden, mit den Resten früherer Empfindungen verwebten Vorstellungsverlauf [1]. Im weiteren Verlauf machen die Reizungserscheinungen, wenn sie nicht rechtzeitig gehoben werden, Lähmungssymptomen Platz, welche davon herrühren, dass dieselben Ursachen, die anfänglich erregend auf die nervösen Elementartheile wirkten, allmählich die Functionsfähigkeit derselben vernichten. Wie bei den Herderkrankungen umschriebene Lähmungen der Bewegung, so treten daher bei den diffusen Erkrankungen der Hirnrinde Schwächezustände auf, welche das ganze Functionsgebiet des Gehirns ergreifen können. Indem bald mehr eine sensorische, bald mehr eine motorische Provinz von der Veränderung betroffen wird, bald die Centraltheile der äußeren Sinne, bald die der subjectiven Empfindungen vorzugsweise alterirt sind, bald die automatische Reizung, bald die Abstumpfung der Function sich in den Vordergrund drängt, gewinnt der Irrsinn seine außerordentlich mannigfachen Formen und Färbungen [2].

Vielfach hat man Innervationsvorgänge, bei denen in keinerlei Weise ein derartiger Ursprung aus inneren Reizen sich nachweisen lässt, dennoch unter die automatischen Erregungen gerechnet, indem man von der Ansicht ausging, dass eine solche überall da vorauszusetzen sei, wo eine

---

1) Ein merkwürdiges Zeugniss für diese Analogie der ursächlichen Momente zwischen Traum und geistiger Störung scheint die von Allison hervorgehobene Erscheinung nächtlicher Geisteskrankheit zu liefern, wo die Individuen bei Tage anscheinend vollkommen geistig gesund sind, während bei Nacht regelmäßig Hallucinationen, Tobsuchtanfälle u. s. w. auftreten. (Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, XXVI, S. 648.)

2) Ueber die psychologische Seite der geistigen Störung sowie über die schlafähnlichen Zustände (den Hypnotismus) vgl. Abschn. IV Cap. XIX.

äußere Ursache nicht unmittelbar nachgewiesen werden könne. So sollten insbesondere die willkürlichen Bewegungen aus automatischer Innervation hervorgehen; auch für den Verlauf jener Vorstellungen, welche nicht unmittelbar aus äußeren Sinnesreizen stammen, war man geneigt, das nämliche anzunehmen. Man setzte voraus, dass in diesem Fall die Seele die unmittelbare Ursache automatischer Erregungen sei. Erst am Schluss dieses Werkes werden wir auf die psychologischen Grundlagen dieser Anschauung eingehen können. Hier ist nur hervorzuheben, dass bei Betrachtung des physiologischen Mechanismus keinerlei zwingender Grund vorliegt, fremdartige Kräfte zu Hülfe zu nehmen, die irgendwo in den Zusammenhang der physiologischen Vorgänge eingreifen, denselben in Gang setzen oder unterbrechen. Wer freilich bei einem Kräftezusammenhang nur das Bild eines gestoßenen Körpers im Auge hat, der seine Bewegung direct auf andere fortpflanzt, der muss bei den physiologischen Aeußerungen des Nervensystems nothwendig auf den Gedanken kommen, dass hier fortwährend Wirkungen ohne Ursachen auftreten. Wer sich aber daran erinnert, dass schon bei einem verhältnissmäßig einfachen Mechanismus Kräftewirkungen beliebig lange latent bleiben, und dass daher die Wirkungen von ihren Ursachen weit getrennt sein können, der wird sich nicht entschließen, in jedem Vorgang, der nicht als ein einfaches Beispiel von Bewegungsübertragung sich darstellt, nun alsbald eine Bewegung ohne physikalische Ursache zu sehen. In der That wird es uns aber die allgemeine Mechanik des Nervensystems als eine wesentliche Eigenschaft der centralen Substanz kennen lehren, dass sie Kräftewirkungen in sich aufsammelt, um dieselben später erst unter neu hinzutretenden Bedingungen frei zu machen [1]).

3. Functionen der Vier- und Sehhügel.

Die Vierhügel (Zweihügel, lobi optici der niederen Wirbelthiere) sind, wie bereits die Verfolgung der Leitungsbahnen gezeigt hat, sammt den Kniehöckern wesentlich Centralorgane des Gesichtssinns, und zwar steht das vordere Vierhügelpaar, dem functionell die äußeren Kniehöcker des Sehhügels sich anschließen, hauptsächlich zu den sensorischen, das hintere zu den motorischen Leistungen des Sehorgans in Beziehung; außerdem nehmen dieselben Antheile der sensorischen und der motorischen Bahnen des Rückenmarks auf (S. 129 ff.). Bei den niederen Wirbelthieren, deren lobi optici Hohlräume besitzen, sollen die in die letzteren herein-

1) Vgl. Cap. VI.

ragenden grauen Hügel vorzugsweise die Bewegungen beeinflussen, während die Entfernung der Deckplatte Erblindung auf der entgegengesetzten Seite herbeiführt [1]). Die physiologischen Erfahrungen über die Vierhügel werden unterstützt durch die vergleichende Anatomie, welche lehrt, dass die Ausbildung dieser Centraltheile mit derjenigen des Sehorgans gleichen Schritt hält. Sie sind sehr entwickelt in der durch die Schärfe des Gesichts ausgezeichneten Classe der Vögel. Die Fische, deren Augapfel eine bedeutende Größe erreicht, besitzen auch große lobi optici, nur bei einigen blinden Arten (Amblyopsis, Myxine) sind sie mit den Augen verkümmert [2].

Hat man alle vor den Vierhügeln gelegenen Hirntheile bei Thieren entfernt, so finden nicht bloß in Folge von Lichtreizen Reflexe auf die Pupille und die Muskeln des Auges statt, sondern auch die sonstigen Körperbewegungen werden durch die Lichteindrücke, welche in das Auge gelangen, beeinflusst. Vögel und Säugethiere folgen den Bewegungen einer brennenden Kerze mit dem Kopfe [3]); Kaninchen und Frösche, welche durch Hautreize zu Fluchtbewegungen gezwungen werden, weichen einem in den Weg gestellten Hinderniss aus [4]). Hieraus ist zu schließen, dass von dem Sehcentrum der Vierhügel aus nicht bloß die Augenmuskeln, sondern auch die Muskeln der Ortsbewegung in der Ausübung ihrer Functionen bestimmt werden können. Dies bestätigen überdies die Ausfallssymptome, die nach Exstirpationen oder Herderkrankungen der Vierhügel eintreten [5]). Die Anatomie der Leitungsbahnen, welche in den Vierhügeln einerseits Vertretungen der Fasern des Opticus und der Augenmuskelnerven, anderseits solche der Rückenmarksstränge nachweist, steht hiermit in vollem Einklang. Da nun aber außerdem von den grauen Kernen der Vierhügel aus intracentrale Fasern zur Großhirnrinde aufsteigen, so werden die motorischen Innervationen, die im Vierhügel entstehen, an zwei Stellen durch Lichteindrücke ausgelöst werden können: in der Retina und in der Großhirnrinde. Hierdurch wird es begreiflich, dass zwar noch

---

1) RENZI, Ann. univers. di medicina 1863, 64. Auszug in SCHMIDT's Jahrb. d. Med. CXXIV, S. 154. Uebrigens beobachtete BECHTEREW nach isolirter Zerstörung der Zwei- oder Vierhügel bei Fröschen, Vögeln und Säugethieren nur Sehstörungen, aber keine Bewegungsstörungen. Er vermuthet daher, dass die letzteren von der Verletzung tiefer liegender Theile herrühren. J. STEINER, der damit im wesentlichen übereinstimmt, nimmt an, dass die betreffenden Bewegungscentren beim Frosche im vordersten Theil des Halsmarks gelegen seien. Nach völliger Abtragung der Zweihügel entstehen zwar nach ihm Störungen der Bewegung, dieselben seien aber vollständig aus der Zerstörung sensibler Elemente zu erklären. BECHTEREW, PFLÜGER's Archiv XXXIII, S. 413. STEINER, Untersuchungen über die Physiologie des Froschgehirns. Braunschweig 1885, S. 35, 53.

2) OWEN, Anatomy of vertebrates I, p. 254.

3) LONGET, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von HEIN. I, S. 385.

4) GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869, S. 65. CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns, S. 15.

5) Vgl. oben S. 127.

nach dem Wegfall der Hemisphären Bewegungen des Auges und der übrigen Körpermuskeln durch Lichteindrücke angeregt werden, dass aber nicht mehr alle Bewegungen, die bei unverletztem Gehirn vom Gesichtssinne ausgehen, bestehen bleiben. Vergleicht man das Verhalten der Thiere in beiden Fällen, so lässt sich nicht zweifeln, dass die Wegnahme der Großhirnlappen jene Bewegungen aufhebt, welche ein complicirtes Zusammenwirken der Lichteindrücke theils mit andern Sinneserregungen, theils mit früher stattgehabten Empfindungen voraussetzen. Direct durch die Vierhügel finden nur entweder Abänderungen der ohnehin aus andern Ursachen im Gang befindlichen oder Anregungen solcher Bewegungen statt, welche unmittelbar den Eindrücken folgen, sei es als Reflexe des Augapfels, der Pupille und des Augenschließmuskels, sei es als Abwehrbewegungen gegen starke Lichtreize. Die wahrscheinliche Function der Vierhügel dürfte demnach darin gesehen werden, dass sie Reflexcentren des Gesichtssinnes sind. Die nach Entfernung der übrigen Großhirntheile durch sie vermittelten Bewegungen sind kaum in einem andern Sinne zweckmäßig zu nennen als die Rückenmarksreflexe. Ihr Unterschied von diesen besteht nur darin, dass bei ihnen eine größere Zahl von Muskelgruppen in coordinirte Action tritt. Dies ist angesichts des verwickelteren Zusammenflusses von Leitungsbahnen wohl begreiflich. Wie aber im Rückenmark einzelne Theile der Reflexbahnen wahrscheinlich zugleich der Zuleitung der Empfindungseindrücke nach dem Großhirn und der Rückleitung der Bewegungsimpulse dienen, so scheinen auch die Vierhügel, abgesehen von ihrer selbständigen Function als Reflexcentren, zugleich Uebertragungen an die Sehcentren der Rinde zu vermitteln und Einflüsse von diesen zu empfangen.

Weit unsicherer sind die Aufschlüsse, die wir über die Function der Sehhügel (thalami optici) besitzen[1]. Verhältnissmäßig am sichersten

[1] Die Einen halten die Sehhügel für eine Art sensorium commune, für ein Gebilde, in welchem alle Empfindungen zusammenfließen (Luys, Recherches sur le système nerveux, p. 342), oder welches speciell Sitz der Muskelempfindungen sei (Meynert, Wiener med. Jahrb. 1872, II); nach Andern sollen sie motorische Organe sein, entweder überhaupt Einfluss auf die Ortsbewegung besitzen (Longet, Anatomie und Physiol. des Nervensystems I, S. 658) oder speciellen Bewegungen, nämlich denen der Brustglieder vorstehen (Schiff, Lehrbuch I, S. 342). Die erste Ansicht stützt sich vorwiegend auf anatomische, die zweite auf physiologische Untersuchungen. Uebrigens ist der von Luys behauptete Zusammenhang des Sehhügels mit allen sensorischen Nervenbahnen nicht nachzuweisen, anderseits aber ein solcher mit motorischen Bahnen zweifellos. Auch vom rein anatomischen Standpunkte ist also die erste Ansicht unhaltbar. Was die zweite betrifft, so ist der Ausdruck Longet's »Herd des Nerveneinflusses auf die Ortsbewegung« so allgemein, dass er eine bestimmte Auskunft über die Function des Sehhügels nicht gibt. Der durch Schiff wieder unterstützten Ansicht von Saucerotte, Serres u. A., dass die thalami ausschließlich in Beziehung zur Bewegung der Vorderextremitäten stehen, widersprechen die pathologischen Beobachtungen (Longet a. a. O.

festgestellt sind hier die Erscheinungen, die der Verletzung, namentlich der Durchschneidung eines Sehhügels folgen. Die in Folge dieser Operation regelmäßig eintretende Störung besteht in einer Veränderung der Ortsbewegung, indem die Thiere, wenn sie gerade nach vorn gehen wollen, statt dessen eine Kreisbahn beschreiben. Man hat diese Bewegungsform, weil sie der Bewegung eines Pferdes in der Reitbahn gleicht, die »Reitbahnbewegung« (mouvement de manège) genannt. Fällt die Verletzung in das hintere Dritttheil eines Sehhügels, so dreht sich das Thier nach der Seite der unverletzten Hirnhälfte; fällt sie weiter nach vorn, so geschieht die Drehung nach der verletzten Seite [1]). Die Beobachtung zeigt, dass diesen abnormen Bewegungen eine abnorme Haltung des Körpers zu Grunde liegt, die schon in der Ruhe bemerkt wird, sobald nur die Muskeln in Spannung versetzt werden. Fällt nämlich der Schnitt in das hintere Dritttheil des Sehhügels, so entsteht folgende Haltung: die beiden Vorderfüße sind nach der Seite des Schnitts, der eine also nach außen, der andere nach innen gedreht, die Wirbelsäule, namentlich der Hals, ist nach der entgegengesetzten Seite gerichtet. Augenscheinlich ist nun die abnorme Bewegung lediglich die Folge dieser abnormen Haltung. Das Thier muss, wenn es auf alle Muskeln das gleiche Maß willkürlicher Innervation anwendet wie früher, statt geradeaus zu gehen, nach derselben Seite sich bewegen, nach welcher Wirbelsäule und Kopf gedreht sind, ähnlich wie ein Schiff, dessen Steuer man dreht, aus seiner geraden Bahn abgelenkt wird. Unterstützt wird nun diese Bewegung noch durch die Drehung der Vorderbeine, die gleich einem Ruder wirkt, welches von der Seite, gegen die es gekehrt ist, das steuernde Schiff ablenkt. Bei der Verletzung der vordern Theile des Sehhügels ist die Wirbelsäule nach der entgegengesetzten Seite abgelenkt, daher nun auch die Drehbewegungen die entgegengesetzte Richtung annehmen [2]).

S. 412), und was die Resultate der Vivisection betrifft, so ist einerseits constatirt, dass auch Lähmungen der Hinterglieder nach Sehhügelverletzungen vorkommen, anderseits hervorzuheben, dass ein ungleicher Grad der Lähmung beider Gliedpaare, insbesondere vollständige Lähmung der Vorderglieder, in vielen Fällen von Hemiplegie beobachtet wird (Vulpian, Physiologie du système nerveux, p. 658). Es kommt hier in Betracht, dass operative Eingriffe entweder nur einen Theil der Functionen des Sehhügels aufheben, oder aber, wenn man die vollständige Exstirpation versucht, umgebende Theile mit zerstören. Nur über den einen Punkt sind gegenwärtig fast alle Beobachter einig, dass der Sehhügel seinen Namen mit Unrecht führt, dass er nicht, wie man früher angenommen hatte, das hauptsächlichste Ursprungsganglion des Sehnerven ist.

1) Schiff, Lehrbuch der Physiol. I, S. 343.

2) Schiff, welcher zuerst auf den Zusammenhang der Reitbahnbewegungen mit der Haltung der Wirbelsäule und der Vorderglieder hinwies, hat eine Veränderung an den Hintergliedmaßen bei Sehhügelverletzungen nicht beobachtet. Dies hat möglicherweise darin seinen Grund, dass Schiff's Durchschneidungen vorzugsweise die inneren Theile der Sehhügel trafen, da die äußersten ohne gleichzeitige Verletzung des nucleus caudatus nicht wohl getroffen werden können. Wird der Hirnschenkel tiefer unten,

Gegenüber diesen auffallenden Erscheinungen, welche die quere Durchschneidung eines Sehhügels hervorbringt, sind die Störungen, welche man bei Krankheitsherden in einem oder beiden Sehhügeln fand, mochten diese nun beim Menschen entstanden oder bei Thieren künstlich erzeugt sein, außerordentlich geringfügig; auch besteht darüber keineswegs schon eine zureichende Uebereinstimmung der Beobachter. Während NOTHNAGEL[1]) bei Thieren selbst umfangreiche Zerstörungen völlig symptomlos verlaufen sah, gibt FERRIER[2]) Störungen der Sensibilität auf der entgegengesetzten Seite als constanten Erfolg an. Nicht minder gehen die Angaben der klinischen Beobachter aus einander; doch scheint es sich auch hier nach Ausscheidung derjenigen Fälle, in denen die Hirnschenkel mit betroffen wurden, als hinreichend sicher herauszustellen, dass die bewusste Sensibilität sowohl wie die willkürliche Beweglichkeit der Körpertheile keine merklichen Störungen erfahren[3]). Daraus nun zu schließen, dass diese Gebilde überhaupt für die durch Empfindungsreize ausgelösten Bewegungen bedeutungslos seien, würde natürlich übereilt sein. Denn falls etwa in ihnen Reflexübertragungen von sensorischen auf motorische Bahnen stattfinden sollten, so würde dies offenbar nicht hindern, dass nach ihrer Zerstörung die directen Verbindungen zwischen der Großhirnrinde und den Körperorganen noch ungestört functioniren können. In der That weisen pathologische Erfahrungen, die namentlich CRICHTON BROWNE[4]) gesammelt hat, und die freilich noch der Vervollständigung bedürfen, darauf hin, dass die Reflexerregbarkeit der Haut in Folge von Sehhügelläsionen alterirt wird. Hiermit dürften sich auch die Beobachtungen FERRIER's in Einklang bringen lassen, da bei Thieren die wirkliche Anästhesie und die aufgehobene Reflexerregbarkeit schwer zu unterscheiden sind. Eine vollständige Aufhebung der Reflexe ist übrigens nach Zerstörung irgend welcher Reflexcentren des Gehirns niemals zu erwarten, da solche immer noch im Rückenmark und verlängerten Mark ausgelöst werden

---

nahe der Brücke verletzt, so treten aber auch Störungen in den Bewegungen der Hinterglieder ein, in Folge dessen nun die Ablenkung viel bedeutender ist, indem die Thiere nicht mehr, wie bei der Reitbahnbewegung, einen Kreis beschreiben, in dessen Peripherie sich ihre Längsaxe befindet, sondern sich um ihre eigene Ferse drehen. Man hat diese Form der Bewegung »Zeigerbewegung« genannt, weil bei ihr der Körper der Thiere sich ähnlich einem Uhrzeiger dreht. Bei den tiefer unten ausgeführten Hirnschenkelverletzungen ist es aber stets zweifelhaft, in wieweit mit Fasern der Haube auch solche des Hirnschenkelfußes getroffen sind.

1) NOTHNAGEL, VIRCHOW's Archiv LVIII, S. 429 und LXII, S. 203.

2) FERRIER, Functionen des Gehirns, S. 268.

3) NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 235 f. WERNICKE, Lehrb. der Gehirnkrankheiten, III, S. 342. Nur die Zerstörung des Pulvinar pflegt Hemianopie im Gefolge zu haben, was aus der Beziehung desselben zu den Leitungsbahnen des Opticus erklärlich ist.

4) West-Riding Lunatic Asylum-Reports Vol. V. Vgl. auch NOTHNAGEL a. a. O. S. 248.

können, ein Umstand, der zugleich die Erkennung solcher Reflexstörungen erheblich erschweren muss. Außerdem ist bei der Deutung der durch beschränkte centrale Läsionen herbeigeführten Functionsstörungen die Vorstellung fernzuhalten, als ob je nur eine motorische und sensorische Leitungsbahn das Großhirn mit den Körperorganen verbinde, eine Vorstellung, die immer noch zuweilen bei der Beurtheilung physiologischer Versuche sich geltend macht, obgleich sie schon durch die anatomischen Thatsachen hinreichend widerlegt wird. Auch die oben geschilderten Störungen der Ortsbewegung, die nach einseitiger Durchschneidung des Sehhügels auftreten, sind meist von diesem unzulässigen Standpunkte aus beurtheilt worden: insbesondere hat man darüber gestritten, ob dieselben als Lähmungen des Willenseinflusses oder als dauernde Reizungen zu deuten seien[1]. Die letztere Annahme wird theils durch die Dauer der Störung, theils durch die Beobachtung widerlegt, dass im Moment der Verletzung, falls diese den reizbaren Hirnschenkel getroffen hat, also unter dem Einfluss der Reizung, zuweilen eine Bewegung entsteht, die jener gerade entgegengesetzt ist, welche später dauernd sich ausbildet. Dass von einer Aufhebung des Willenseinflusses nicht die Rede sein kann, erhellt aus der trotz der Bewegungsstörungen vorhandenen Möglichkeit einer willkürlichen Innervation, falls die vor dem Sehhügel gelegenen Hirntheile erhalten bleiben. Verletzt man aber beim Frosch, dessen Großhirnlappen entfernt wurden, so dass er keine willkürlichen Bewegungen mehr macht, den Thalamus oder den Zweihügel der einen Seite, so geschehen alle auf sensible Reizung eintretenden Fluchtbewegungen im Reitbahngang. Ebenso behalten Kaninchen und Hunde nach Wegnahme der Großhirnlappen und der Ganglien des Streifenhügels, so lange die Sehhügel erhalten bleiben, ihre normale Körperstellung bei und führen auf Reizung der Haut zweckmäßige und geordnete Fluchtbewegungen aus, die ebenfalls im Reitbahngang zu erfolgen pflegen[2]. Diese Thatsachen beweisen offenbar, dass nicht diejenigen Bahnen, welche die Leitung der Willensimpulse zu den Muskeln vermitteln, in den Sehhügeln sich sammeln, sondern dass die letzteren im Gegentheil solche Centren der Locomotion sind, welche noch unabhängig vom Willen functioniren können, deren sich übrigens immerhin auch der Wille zur Hervorbringung gewisser combinirter Bewegungsformen bedienen mag. Zunächst sind es aber, wie es scheint, Tasteindrücke, welche die von den Sehhügeln ausgehende Erregung

---

1) Die Lähmungstheorie wurde hauptsächlich von Schiff (a. a. O. S. 346), die Reizungstheorie von Brown-Séquard (Lectures on the central nervous system, p. 193) vertreten. Nach der letzteren müssten sich natürlich die Kreuzungen entgegengesetzt verhalten.

2) Christiani a. a. O. S. 29. Goltz, Pflüger's Arch. LI, S. 570 ff.

der locomotorischen Werkzeuge bestimmen. Hiernach dürfte die wahrscheinlichste Deutung, welche wir diesen Gebilden geben können, die sein, dass dieselben Reflexcentren des Tastsinns darstellen, in denen durch die Tasteindrücke sofort zusammengesetzte Körperbewegungen ausgelöst werden. Insbesondere machen es die umfangreichen Verbindungen des Sehhügels mit der Großhirnrinde wahrscheinlich, dass die von ihm ausgehenden zusammengesetzten Innervationen theils von höheren Centralgebieten erregt werden, theils aber auch auf die letzteren zurückwirken und so den Sehhügelreflexen einen Einfluss auf in der Rinde stattfindende Functionen verschaffen können. Die nach der Abtragung der höheren Hirntheile zurückbleibenden zusammengesetzten Reflexe werden daher auch nur als die Functionsreste zu betrachten sein, deren die Vier- und Sehhügelganglien nach der Lösung ihrer Beziehungen zur Großhirnrinde noch fähig bleiben[1].

Aus der hier aufgestellten Ansicht über die Bedeutung der Sehhügel lassen sich nun die Bewegungsstörungen, welche der halbseitigen Durchschneidung derselben folgen, auch im einzelnen befriedigend ableiten. Die Bewegungen unserer Skeletmuskeln sind zunächst abhängig von den Sinneseindrücken; sie richten sich nach diesen, noch bevor der Wille bestimmend und verändernd einwirkt. In erster Linie stehen aber hier die beiden räumlich auffassenden Sinne, also neben dem Gesichtssinn der Tastsinn. Unsere unwillkürlichen oder durch den Willen zwar zuerst angeregten, aber nun der reflectorischen Selbstregulirung überlassenen Bewegungen richten sich fortwährend nach den Tasteindrücken. Durch sie

1) Schon in der ersten Auflage dieses Werkes (1873) habe ich diese Auffassung von der Function der Sehhügel vertreten, dieselbe aber damals nur auf die Erscheinungen nach der queren Durchschneidung stützen können. Seitdem ist Crichton Browne durch seine oben erwähnten klinischen Beobachtungen zu einer ähnlichen Anschauung gekommen, und selbst Nothnagel, der sich sonst noch allen derartigen Deutungen gegenüber skeptisch verhält, neigt sich derselben zu. Uebrigens scheint mir der Ausdruck »zusammengesetztes Reflexcentrum« hier geeigneter zu sein als der vom letzteren Forscher gebrauchte »psychisch-reflectorisches Centrum«. (Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 251.) Ein gewisses Bedenken könnte vielleicht gegen unsere Deutung der Umstand erwecken, dass die von anatomischer Seite nachgewiesene massige und vielseitige Verbindung des Sehhügels mit der Großhirnrinde (vgl. das Schema Fig. 59 S. 141) der Bedeutung eines Reflexcentrums nicht zu entsprechen scheint. Hierbei ist aber zu bedenken, dass schon die niederen Reflexcentren des Rückenmarks gleichzeitig in einer doppelten Beziehung zu den höheren Centren stehen: erstens insofern als sie wahrscheinlich von diesen aus als Mechanismen combinirter Bewegung benutzt werden können, und zweitens insofern als die Reflexacte selbst Erregungen verursachen, die centripetal weiter geleitet auf die höheren centralen Functionen einwirken können. Die Analyse der Tast- und Gesichtswahrnehmungen macht es höchst wahrscheinlich, dass bei den Vier- und Sehhügeln als Reflexcentren höherer Ordnung gerade die letztere Beziehung von großer Bedeutung ist. Dies vorausgesetzt wird aber der alle anderen Sinnesflächen weit hinter sich lassenden räumlichen Ausbreitung des Tastorgans und seiner Annexe (Gelenke, Muskeln und Organe der Gemeinempfindung) auch eine ausgedehntere Verbindung mit der Großhirnrinde entsprechen müssen.

werden insbesondere die Ortsbewegungen sowie die Tastbewegungen der Arme und Hände geregelt. Ebenso sind diejenigen Muskelspannungen, die in den verschiedenen ruhenden Körperstellungen, wie beim Sitzen, Stehen, eintreten, durch die Tasteindrücke bestimmt. Die letzteren lösen, wie wir annehmen, in den Sehhügelcentren motorische Innervationen aus, welche genau der in den Tasteindrücken sich spiegelnden Körperhaltung entsprechen. Wird nun eines jener bilateralen Centren entfernt, so können die von ihm abhängigen Innervationen nicht mehr erfolgen, während das Centrum der andern Seite noch fortwährend functionirt: so müssen denn die schon in den ruhenden Körperstellungen bemerkbaren Verbiegungen eintreten, mit welchen unmittelbar die Störungen bei der Bewegung zusammenhängen. Diese letzteren sind theils direct durch jene Verbiegungen, theils dadurch verursacht, dass während der Bewegung die veränderte Innervation natürlich im gleichen Sinne sich geltend macht. Aber dabei bleibt die Leitung der Empfindungseindrücke zum Gehirn und der willkürlichen Bewegungsimpulse zu den Muskeln erhalten. So kommt es, dass die anfänglichen Störungen mit der Zeit geringer werden, ja vollständig sich ausgleichen können, ohne dass die anatomische Veränderung beseitigt oder auch nur gemindert wäre. Willkürlich verbessert das Thier seine falschen Bewegungen, und es lernt so allmählich die Störungen des niedrigeren Centralorgans durch das höhere compensiren.

Die in die Sehhügel eintretenden motorischen Bahnen erfahren, wie früher erwähnt wurde, beim Menschen und bei den Thieren nur theilweise Kreuzungen. Auch auf diese physiologische Thatsache wirft die angenommene Function des Sehhügels ein gewisses Licht. Wenn wir die wahrscheinliche Bedeutung der partiellen Kreuzungen überhaupt darin erkannten, dass durch sie verschiedenartige Muskelgruppen beider Körperhälften zu gemeinsamen Functionsherden geführt werden, so wird dies vor allem für jene Centraltheile gelten, welche unabhängig vom Willen in Wirksamkeit treten können. Unter ihnen muss aber vorzugsweise das Reflexcentrum der Ortsbewegungen derartige Verbindungen erforderlich machen. Aus den Verkrümmungen, welche die Theile nach einseitiger Sehhügelverletzung erfahren, lassen sich hier sogar die einzelnen Bahnen, welche sich kreuzen und nicht kreuzen, einigermaßen bestimmen. Bei den Säugethieren sind wahrscheinlich die Rotatoren der Wirbelsäule sowie die Pronatoren (Vorwärtsdreher) und Beuger der Vorderextremität durch eine geradläufige, die Supinatoren (Rückwärtsdreher) und Strecker durch eine gekreuzte Bahn vertreten[1]. Rechts muss also das Centrum für die

1) Beugung und Pronation, Streckung und Supination sind nämlich im allgemeinen an einander gebunden, theilweise sind sie sogar von den nämlichen Muskeln abhängig.

Beuger und Pronatoren der rechten, die Strecker und Supinatoren der linken Seite, links das Centrum für die Strecker und Supinatoren der linken, die Beuger und Pronatoren der rechten Seite gelegen sein. Für die Hinterextremität gelten wahrscheinlich dieselben Verhältnisse. Findet die Kreuzung durch die hintere Commissur statt, so sind demnach in dieser die Bahnen für die Strecker und Supinatoren zu vermuthen, während die Bahnen für die Beuger und Pronatoren sowie für die Muskeln des Halses und der Wirbelsäule in den geradläufigen Bahnen der Haube verlaufen werden. Durchschneidung eines Sehhügels in seinem hinteren Theil bewirkt daher bei aufrechter Stellung statt des gewöhnlichen Gleichgewichts der Muskelspannungen auf der gleichen Seite Auswärtsrollung, auf der entgegengesetzten Einwärtsrollung der Extremität und gleichzeitig eine Krümmung der Wirbelsäule nach der dem Schnitt entgegengesetzten Seite, nach welcher auch der Reitbahngang bei eintretender Ortsbewegung gerichtet ist[1]). Diese Verkrümmungen treten aber, wie wir annehmen, deshalb ein, weil von den Hautstellen der Seite, auf welcher der Sehhügel getrennt ist, keine Erregungen mehr in den Centren dieses Hirnganglions anlangen, womit auch die durch solche Erregungen ausgelöste motorische Innervation ausbleibt. Von den sensorischen Bahnen ist hierbei vorausgesetzt, dass sie bloß gleichseitig im Sehhügel vertreten sind, eine Annahme, die sich allerdings nicht direct beweisen lässt, weil die zum Sehhügel geleiteten sensorischen Erregungen eben nicht bewusste Empfindungen sind.

Es ist denkbar, dass mit dieser Beziehung der Körperbewegungen zu den Tasteindrücken die Function des Sehhügels noch nicht erschöpft ist. Möglich, dass durch die Fasern, die aus ihm zum tractus opticus verfolgt werden können, die Beziehung der Gesichtseindrücke zu den Körperbewegungen, welcher schon die Vierhügel theilweise bestimmt sind, sich vervollständigt. Wenn derselbe motorische Mechanismus, der von den Tasteindrücken aus regulirt wird, auch vom Sehorgan angeregt werden könnte, so würde eine solche Einrichtung offenbar wesentlich zur Vereinfachung der centralen Vorrichtungen beitragen. Möglich auch, dass noch Verbindungen mit Centralbahnen anderer Sinnesnerven existiren; doch sind alle in dieser Beziehung beigebrachten Beobachtungen noch unsicher. Bei den niederen Wirbelthieren scheinen die Functionen, welche bei den Säugethieren den Sehhügeln zukommen, theilweise den Zweihügeln

1) Die Umkehrung des letzteren bei Verletzungen, die in den vordern Theil des Sehhügels fallen, steht zu der combinirten Wirkung der beiderseitigen Muskeln nicht in Beziehung, da sie nur in der wahrscheinlich am Boden der Sehhügel eintretenden Kreuzung der Bahnen für die Muskeln der Wirbelsäule, wodurch nun die Verkrümmung der letzteren eine der vorigen entgegengesetzte wird, ihren Grund hat.

oder lobi optici übertragen zu sein. Wenigstens stimmen die Störungen, welche die Verletzung oder Abtragung der Zweihügel bei Fröschen im Gefolge hat, abgesehen von den gleichzeitig eintretenden Störungen des Sehens, im wesentlichen mit den Erscheinungen überein, die man nach Sehhügelverletzungen beobachtet[1]). Dies entspricht der anatomischen Thatsache, dass die Thalami bei diesen Thieren sehr unbedeutende Gebilde sind im Vergleich mit den stark entwickelten Zweihügeln.

4. Functionen der Streifenhügel.

Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass Verletzungen der Streifenhügel bei Thieren sowohl wie beim Menschen Störungen der Bewegung nach sich ziehen. Bei Thieren machen sich dieselben meist nur als eine Parese der beiden Extremitätenpaare geltend, die wieder beim Hunde bedeutender ist als beim Kaninchen. Beim Menschen dagegen ist regelmäßig eine vollständige Paralyse der Arme und Beine nebst mangelhafter Beweglichkeit der Rumpfmuskulatur zu beobachten; von den motorischen Gehirnnerven ist nur der Facialis in die Lähmung eingeschlossen. Krankheitsherde im gestreiften Kern und im Linsenkern verhalten sich in dieser Beziehung vollkommen gleich. Bedingung zum Auftreten der paralytischen Symptome ist aber die rasche Entstehung des Herdes; langsam wachsende Geschwülste in diesen Ganglien können unter Umständen völlig symptomlos verlaufen. Im Moment der Entstehung werden zuweilen auch motorische Reizerscheinungen beobachtet. So bringt nach Nothnagel die mechanische oder chemische Reizung eines im gestreiften Kern nahe dem freien Rand gelegenen Punktes beim Kaninchen hastige Laufbewegungen hervor, welche meistens so lange andauern, bis das Thier erschöpft zu Boden sinkt[2]). Aehnliche Laufbewegungen hat schon Magendie nach der völligen Abtragung der Streifenhügel gesehen[3]). Dagegen sind anästhetische Erscheinungen bei Verletzungen dieser Ganglien nicht mit Sicherheit beobachtet worden.

Die Resultate der pathologischen Beobachtung und der Vivisection stimmen demnach darin überein, dass die Streifenhügel centromotorische Gebilde sind, wobei freilich dahingestellt bleibt, inwiefern ihre Wirkung auf die Bewegung durch sensorische Einflüsse bedingt ist. Auch ist bei den intensiven Störungen, welche rasch entstehenden Läsionen

---

1) Goltz, Functionen der Nervencentren des Frosches, S. 52 ff. Schrader, Pflüger's Arch. XLI S. 76.
2) Nothnagel, Virchow's Archiv LVII, S. 209.
3) Magendie, Leçons sur les fonctions du système nerveux I, p. 280. Vgl. auch Schiff, Lehrb. d. Physiol. I, S. 340.

des Streifenhügels zu folgen pflegen, der Verdacht nicht ausgeschlossen, dass dieselben durch Einwirkungen auf die in der inneren Kapsel zur Großhirnrinde emporsteigenden Leitungsbahnen verursacht seien. Ueber die physiologische Bedeutung der vorderen Hirnganglien geben die functionellen Störungen um so weniger einen sicheren Aufschluss, als sie sich mit den Resultaten der anatomischen Untersuchung bis jetzt noch kaum in irgend einen Zusammenhang bringen lassen. Nach der letzteren scheint die ganze Masse der Streifenhügel ein von der Großhirnrinde direct nicht abhängiges Centralgebiet darzustellen, welches aber mit dem kleinen Gehirn in eine bedeutsame Verbindung gesetzt ist. Vielleicht ist es danach gerechtfertigt, in den Streifenhügeln Coordinationsganglien zu vermuthen, welche dem Kleinhirn als Hülfsapparate beigegeben sind oder mit demselben zusammen eine die Bewegungen nach den Empfindungseindrücken regulirende Vorrichtung bilden. In der That wird nach den anatomischen Verbindungen durch die Zerstörung der Streifenhügel immer zugleich die Störung der Kleinhirnfunctionen herbeigeführt werden müssen, eine Folgerung, mit der auch die Thatsache übereinstimmt, dass bei angeborenem Kleinhirnmangel zugleich Atrophie der Streifenhügel, besonders der Linsenkerne, beobachtet wurde [1].

5. Functionen des Kleinhirns.

Die Bewegungsstörungen nach vollständiger Entfernung des kleinen Gehirns bei Thieren lassen im allgemeinen dem Symptomenbilde der Ataxie sich zurechnen. Alle Bewegungen werden schwankend und unsicher, während der Einfluss des Willens auf die einzelnen Muskeln nicht aufgehoben ist. Wird eine beschränkte Stelle des kleinen Gehirns gereizt, so entstehen krampfhafte Muskelbewegungen: Kopf und Wirbelsäule werden nach der dem Reiz entgegengesetzten Seite gedreht, indess die gleichseitigen Vorderbein- und Gesichtsmuskeln contrahirt sind [2]. Bei elektrischer Reizung beobachtete FERRIER außerdem Bewegungen der Augen, von verschiedener Richtung je nach der gereizten Stelle; doch ist es unsicher, inwieweit an diesen Erscheinungen Stromesschleifen auf die tiefer liegenden Vierhügel und auf das Gehörlabyrinth betheiligt waren [3]. Dauerndere Störungen treten ein nach der Durchschneidung einzelner Kleinhirntheile sowie der Kleinhirnstiele, die übrigens selbst oder in ihren Ausstrahlungen bei allen tiefergehenden Verletzungen des Kleinhirns mitgetroffen werden.

1) FLECHSIG, Plan des menschl. Gehirns. S. 41.
2) NOTHNAGEL, VIRCHOW's Archiv, LXVIII, S. 33.
3) FERRIER, Functionen des Gehirns, S. 108.

Nach einem Schnitt durch die vorderste Gegend des Wurms pflegen die Thiere nach vorwärts zu fallen; bei ihren spontanen Bewegungen ist der Körper vorn übergeneigt, fortwährend zum wiederholten Fallen bereit. Ist der hintere Theil des Wurms durchschnitten, so wird dagegen der Körper nach rückwärts gebeugt, und es ist eine Neigung zu retrograden Bewegungen vorhanden[1]. Hat man die eine Seitenhälfte verletzt oder abgetragen, so fällt das Thier auf die der Verletzung entgegengesetzte Seite, und daran schließen sich heftige Drehbewegungen um die Körperaxe, die meistens nach der verletzten, zuweilen aber auch nach der gesunden Seite gerichtet sind[2]. Außerdem bemerkt man im Moment des Schnitts convulsivische Bewegungen der Augen, welchen eine dauernde Ablenkung derselben meist im nämlichen Sinne, in dem auch die Rollbewegung stattfindet, nachfolgt. Wurde z. B. die rechte Kleinhirnhälfte durchschnitten, so werden beide Augen nach rechts gedreht, wobei das rechte etwas nach unten, das linke nach oben sich richtet[3]. Beide Lageänderungen entstehen, wenn auf der verletzten Seite der äußere gerade und der obere schräge Augenmuskel, auf der unverletzten der innere gerade und der untere schräge Augenmuskel in stärkere Spannung versetzt werden.

Den Beobachtungen an Thieren entsprechen die klinischen Erfahrungen beim Menschen, insofern auch hier Bewegungsstörungen ähnlicher Art als das constanteste Symptom sich darbieten. Sie bestehen meist in unsicherem und schwankendem Gang, zuweilen auch in ähnlichen Bewegungen des Kopfes und der Augen[4]: weniger scheinen die Vorderextremitäten ergriffen zu sein, und nur selten sind beim Menschen jene gewaltsamen Drehbewegungen beobachtet, welche bei Thieren einseitige Verletzungen der Seitentheile oder der mittleren Kleinhirnstiele begleiten[5]. Letzteres hat wohl

1) Renzi, Ann. universal. 1863, 64. Auszug in Schmidt's Jahrb. der Medicin. CXXIV, S. 157. Luciani, Il Cervelletto, nuovi studi. Firenze 1891, p. 49.

2) Ueber die Richtung der nach Kleinhirnverletzungen eintretenden Rollbewegungen sind die verschiedenen Beobachter durchaus uneins. Nach Magendie (Leçons sur les fonctions du syst. nerv. I, p. 257) sowie nach Gratiolet und Leven (Comptes rendus 1860, II, p. 917) erfolgt die Drehung gegen die verletzte, nach Lafargue (Longet a. a. O. I, S. 356) und Lussana (Journ. de la physiol. V, p. 433) nach der unverletzten Seite. Nach Schiff (Physiologie I, S. 353) geschieht die Rollung im letzteren Sinne, wenn der Brückenarm getrennt wurde, im ersteren, wenn die Kleinhirnhälfte selbst durchschnitten ist, und Bernard (Leçons sur la physiol. du syst. nerv. I, p. 488) bemerkt, dass Verletzungen des hintern Theils der Brückenarme Rotation nach derselben Seite, Verletzungen des vordern Theils Rotation nach der entgegengesetzten Seite hervorrufen. Bechterew (Pflüger's Archiv XXXIV, S. 362) beobachtete nach Durchschneidung des unteren Kleinhirnstiels Rollung nach der operirten, nach Durchschneidung der mittlern und obern Rollung nach der entgegengesetzten Seite. Hiernach scheint es, dass die Widersprüche in den Angaben von dem verschiedenen Ort der Verletzung und von dem hiermit zusammenhängenden Einfluss der Kreuzungen der Leitungsbahnen herrühren.

3) Gratiolet et Leven, Comptes rend. 1860, II, p. 917. Leven et Ollivier, Arch. génér. de méd. 1862, XX, p. 513. Bechterew a. a. O. S. 878.

4) Ladame, Hirngeschwülste, S. 93. Wernicke, Gehirnkrankheiten III, S. 353 ff.

5) Luciani, Il Cervelletto, nuovi studi, Firenze 1891, p. 32.

darin seinen Grund, dass sich die pathologischen Läsionen des Kleinhirns meistens langsamer entwickeln. Uebrigens treten überhaupt die Bewegungsstörungen beim Menschen vorzugsweise dann ein, wenn der Wurm der Sitz des Leidens ist, wogegen Veränderungen in einer der Hemisphären vollkommen symptomlos verlaufen können[1]). Nur bei völligem Wegfall dieser Theile, wie er in den seltenen Fällen von Atrophie des ganzen Organs vorkommt, scheinen tiefgreifende Störungen einzutreten, die dann aber nicht bloß die Bewegungen, sondern auch die Intelligenz treffen und wegen ihrer complicirten Beschaffenheit nur schwer eine Deutung zulassen[2]). Störungen der Sensibilität scheinen bei Affectionen, die auf das Kleinhirn beschränkt bleiben, niemals vorzukommen; sie sind sogar bei völliger Atrophie des Organs nicht beobachtet. Ein charakteristisches subjectives Symptom dagegen, welches sich an die Cerebellarerkrankungen des Menschen häufiger als an jede andere centrale Störung gebunden zeigt, ist der Schwindel, der namentlich bei vorhandenen Bewegungsstörungen selten fehlt. Mit Rücksicht hierauf ist es bemerkenswerth, dass beim gesunden Menschen die Leitung eines galvanischen Stroms durch das Hinterhaupt starke Schwindelanfälle hervorbringt[3]). Die Vermuthung liegt nahe, dass dieselben theilweise wenigstens durch den Einfluss auf das Cerebellum erzeugt werden. Ebenso ist eine Betheiligung des letzteren bei gewissen toxischen Einwirkungen, welche Schwindelanfälle herbeiführen, wahrscheinlich; so hat man nach starker Alkoholeinwirkung zuweilen Blutergüsse im Cerebellum gesehen[4]). Nun können Schwindelerscheinungen im allgemeinen auf doppeltem Wege entstehen: erstens durch die Functionsstörung bestimmter peripherischer Sinnesapparate, deren Eindrücke das Zustandekommen solcher Empfindungen vermitteln, welche die Vorstellung des statischen Gleichgewichts des Körpers während der Ruhe und Bewegung hervorbringen; und zweitens durch centrale Functionsstörungen, welche irgendwie geeignet sind das normale Verhältniss zwischen den Sinneseindrücken und den Bewegungen oder Bewegungsvorstellungen zu verändern. Einen Sinnesapparat der

1) NOTHNAGEL a. a. O. S. 50.

2) In einem Fall, in welchem das Kleinhirn und der Pons vollständig fehlten, waren willkürliche Bewegungen möglich, doch war große Muskelschwäche vorhanden, die Patientin fiel häufig, und ihre Intelligenz war sehr mangelhaft. (LONGET, Anatomie et physiol. du système nerveux I, p. 764). Beobachtungen von KIRCHHOFF über einige Fälle von Atrophie und Sklerose des Kleinhirns stimmen damit im wesentlichen überein. (Archiv f. Psychiatrie XII, S. 647 ff.) In einem Falle HITZIG's von übrigens nur theilweiser Atrophie war zwar die Intelligenz, nicht aber die Bewegung gestört. HITZIG selbst nimmt an, dass dabei umfangreiche Stellvertretungen, namentlich auch von Theilen des Großhirns aus, eingetreten seien. (Ebend. XV, S. 266 ff.)

3) PURKINJE, RUST's Magazin der Heilkunde XXIII, 1827, S. 297. HITZIG, Das Gehirn, S. 196 ff.

4) Von FLOURENS, LUSSANA und RENZI beobachtet. Siehe den letzteren in SCHMIDT's Jahrb. CXXIV, S. 158.

ersteren Art werden wir späterhin in den Ampullen und Bogengängen des Ohrlabyrinths kennen lernen[1]). Ihm gegenüber scheint nun das Kleinhirn dasjenige Centralorgan zu sein, dessen experimentelle oder pathologische Veränderungen jedenfalls am häufigsten objective oder subjective Schwindelsymptome aus centralen Ursachen erzeugen. Bei der räumlichen Nähe des Ohrlabyrinths und dieses Centralorgans ist es aber begreiflich, dass beide Formen der Gleichgewichtsstörung, die peripherisch verursachte und die durch Cerebellaraffectionen central bedingte, häufig schwer auseinander zu halten sind. Auch sind offenbar manche der oben erwähnten Einwirkungen, wie die galvanische Durchströmung des Hinterhaupts, durchaus geeignet beiderlei Wirkungen gleichzeitig hervorzubringen. Immerhin spricht für eine relativ unabhängige Coexistenz beider Formen der Bewegungsstörung die Thatsache, dass sich bei Thieren nach doppelseitiger Herausnahme des Ohrlabyrinths noch die Kleinhirnsymptome, ebenso wie umgekehrt nach Exstirpation des Kleinhirns noch die der Zerstörung der Bogengänge folgenden Erscheinungen experimentell hervorbringen lassen, und dass die Gleichgewichtsstörungen am intensivsten und dauerndsten sind, wenn beide Organe gleichzeitig zerstört wurden[2]). Letztere Beobachtung spricht zugleich dafür, dass sowohl der centrale Apparat für den peripherischen wie dieser für jenen bis zu einem gewissen Grade compensirend eintreten kann, eine Folgerung, aus der sich außerdem indirect ergibt, dass das nächste Centralorgan für den Sinnesapparat der Ampullen und Bogengänge nicht oder wenigstens nicht ausschließlich im Cerebellum seinen Sitz hat. Im übrigen ist aber eine solche Compensation offenbar nur dann möglich, wenn beide Apparate auch in gewissen functionellen Eigenschaften übereinstimmen.

Nun kann die gestörte Function eines peripherischen Sinnesorgans oder eines Centralgebiets nur dadurch Schwindelerscheinungen hervorbringen, dass die normale Zuordnung der Sinneseindrücke zu den Bewegungen des eigenen Körpers irgendwie gestört ist. In der That ist es leicht ersichtlich, dass die Entstehung von Schwindel, wo ihr bestimmt nachweisbare subjective oder objective Ursachen zu Grunde liegen, stets auf diese allgemeine Bedingung zurückgeführt werden kann. Deshalb kann nun aber auch diese Entstehung im einzelnen wieder in sehr mannigfaltiger Weise sowohl central wie peripherisch bedingt sein. So schwindelt es den Ungeübten beim Gehen auf dem Eise; auch die Unsicherheit des Sehens, wie sie bei Amblyopischen oder Schielenden oder bei normalsichtigen Menschen in Folge der Verdeckung des einen Auges eintritt, ist nicht selten von Schwindel begleitet. Noch ausgeprägter stellt sich der letztere bei den Gehbewegungen Solcher ein, bei denen eine

1) Vgl. Abschn. III, Cap. XI, 4. 2) B. Lange, Pflüger's Archiv L, S. 615 ff.

Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge die Tastempfindungen abstumpft oder aufhebt. Indem hier der Patient den Widerstand des Bodens nicht mehr in gewohnter Weise empfindet, verliert er das Gleichgewicht: er wankt und sucht sich durch Balanciren mit den Armen vor dem Sturz zu bewahren [1]). Diese Erscheinungen beweisen zugleich, wie unerlässlich die Coordination der Sinneseindrücke und der Bewegungen für die richtige Ausführung unserer willkürlichen Bewegungen ist. Obgleich uns bei den letzteren im allgemeinen nur der Zweck, welcher erreicht werden soll, deutlich bewusst ist, so zeigt sich doch jeder einzelne Act einer zusammengesetzten willkürlichen Handlung genau angepasst den Eindrücken, die wir von unserm eigenen Körper und von den äußeren Objecten empfangen. Gemäß dieser ausschließlichen Richtung der Willenshandlung auf den zu erreichenden Zweck nehmen aber auch diese die Bewegungen regulirenden Sinneseindrücke im allgemeinen nicht an der Vorstellung der Bewegung Theil, und selbst der plötzliche Ausfall jener regulirenden Eindrücke wird zumeist nur indirect, durch die eintretende Störung der Bewegungen und die von ihr abhängigen subjectiven Erscheinungen, wahrgenommen.

Nun hat man die Erscheinungen, die in Folge von Eingriffen in die Functionen des Kleinhirns entstehen, entweder auf eine partielle Aufhebung willkürlicher Bewegungen oder auf eine Störung von Empfindungen oder endlich auf eine gestörte Beziehung der Empfindungen zu den von ihnen abhängigen Bewegungen zurückgeführt. Die erste dieser Annahmen ist aber sofort dadurch ausgeschlossen, dass paralytische Erscheinungen niemals nach der Hinwegnahme des Kleinhirns oder einzelner Theile desselben vorkommen; zudem wird nie in Folge rein motorischer Lähmungen Schwindel beobachtet. Eher kann der letztere, wie wir oben sahen, nach einer partiellen Aufhebung der Empfindungen sich einstellen. In der That hat man daher in dem Kleinhirn ein Organ des Muskelsinnes vermuthet und demgemäß angenommen, die Störungen, welche durch experimentelle oder pathologische Eingriffe in dessen Functionen entstünden, seien durch die theilweise Aufhebung jener Empfindungen veranlasst, durch die wir ein Maß von der Kraft und dem Umfang unserer willkürlichen Bewegungen empfangen [2]). Aber diese Ansicht lässt sich wieder schwer mit der Thatsache vereinigen, dass in den Fällen von Atrophie des Kleinhirns beim Menschen sowie nach der völligen Exstirpation desselben bei Thieren noch active Ortsbewegungen stattfinden können, die, wenn sie auch schwankend und unsicher sind, doch immerhin eine gewisse Empfindung

1) Leyden, Virchow's Archiv XLVII, S. 321.

2) Lussana, Journal de la physiol. t. V, p. 418, t. VI, p. 169. Lussana et Lemoigne, Fisiologia dei centri nervosi. Padova 1871. Vol. II, p. 219.

in den Muskeln der Ortsbewegung voraussetzen lassen. Auch haben wir bei der Betrachtung der Leitungsbahnen schon gesehen, dass nach der Beseitigung gewisser Gebiete der Großhirnrinde Bewegungsstörungen beobachtet werden, die unzweideutiger als die Läsionen des Kleinhirns auf eine Störung der Bewegungsempfindungen hinweisen. (Vgl. S. 157.) Ebenso wenig kann aber von einer Aufhebung anderer Empfindungen die Rede sein: das Tastorgan ist gegen Eindrücke empfindlich; die etwa vorkommenden Störungen im Gebiet des Gesichtssinns beschränken sich durchaus auf jene Unsicherheit der Wahrnehmung, wie sie stets Schwindelanfälle begleitet[1]. Finden wir sonach weder paretische noch anästhetische Symptome, so scheint nur übrig zu bleiben, dass wir die eigenthümlichen Störungen, die nach Läsionen des Kleinhirns zur Beobachtung kommen, auf eine gestörte Beziehung zwischen den äußeren Eindrücken und unsern Körperbewegungen zurückführen. In der That dürfte aber gerade auf diese Bedingung die Beschaffenheit der hier vorliegenden Störungen hinweisen. Nach ihnen liegt die Annahme nahe, dass durch die Functionshemmung des kleinen Gehirns zunächst die Einwirkung jener sensibeln Eindrücke gestört wird, welche unmittelbar auf die willkürliche Bewegungsinnervation einen regulirenden Einfluss ausüben. Ist die Functionshemmung eine einseitige, so erfolgt die peripherische Störung im allgemeinen auf der gegenüberliegenden Körperseite: auf dieser sinkt nun das Thier im Moment der Verletzung zusammen, um dann, wie bei andern Formen des Schwindels, durch rasche unwillkürliche Drehung nach der andern Seite die verlorene Unterstützung zu gewinnen. Doch ist die Richtung der Drehung, wie wir gesehen haben, nicht ganz constant. Dies würde sich erklären, wenn man voraussetzte, dass auf der ganzen Seitenbahn des kleinen Gehirns von den strickförmigen Körpern an bis zu den Brückenarmen die Kreuzung der Fasern allmählich geschieht, so dass dieselbe erst vollendet ist in den Brückenarmen, während bei Trennungen, die das kleine Gehirn treffen, bald die eine, bald die andere Körperseite vorwiegend von der Störung betroffen wird, je nachdem eine Stelle getrennt wurde, an welcher der größere Theil der Fasern noch ungekreuzt oder schon gekreuzt ist. In dieser Beziehung mögen auch wohl bei verschiedenartigen Thieren Unterschiede obwalten. So ist es augenfällig, dass bei Vögeln die Störungen nach halbseitigen Kleinhirnverletzungen meistens beide Körperseiten ergreifen[2]. Vielleicht hängt diese Erscheinung mit der Bewegungsweise der Thiere zusammen, indem die Unterglieder bei den Flugbewegungen nicht, wie bei den Ortsbewegungen der Säugethiere, abwechselnd, sondern synchronisch wirksam sind. Am Auge tritt nach

1) Nothnagel a. a. O. S. 65.
2) Lussana, Journ. de la physiol. V, p. 433.

Functionshemmungen des kleinen Gehirns wahrscheinlich das ähnliche ein wie an den Organen der Ortsbewegung, indem das normale Stattfinden der Augenbewegungen ebenfalls von der Coordination zu bestimmten Sinneseindrücken abhängt, die an die Stellungen und Bewegungen des Auges gebunden sind[1]).

Dabei ist übrigens nicht zu übersehen, dass es sich hier nirgends um

---

1) Die durch Gall und andere Phrenologen aufgekommene Ansicht, dass das kleine Gehirn zu den Geschlechtsfunctionen in Beziehung stehe, ist gegenwärtig wohl allgemein aufgegeben. Vgl. Combe: On the fonctions of the cerebellum by Dr. Gall, Vimond and others. Edinburgh 1838. Die kritiklose Weise, in welcher hier und in andern phrenologischen Schriften Citate aus alten Schriftstellern, mangelhaft untersuchte Krankheitsfälle und der Selbsttäuschung dringend verdächtige Beobachtungen zu einem Beweismaterial angehäuft werden, das lediglich durch seine Masse imponiren soll, würde selbst dann die Berücksichtigung verbieten, wenn nicht allen diesen Arbeiten von Anfang bis zu Ende die Voreingenommenheit des Urtheils aufgeprägt wäre. Uebrigens ist bemerkenswerth, dass noch neuerdings Beobachter, denen eine ähnliche Befangenheit nicht zugeschrieben werden kann, wie Lussana (Journ. de la phys. t. V, p. 440) und R. Wagner (Göttinger Nachrichten 1860, S. 32), auf pathologische Erfahrungen gestützt, eine Beziehung des Kleinhirns zu den Geschlechtsfunctionen für möglich hielten. Doch kommt hierbei in Betracht, dass in pathologischen Fällen häufig benachbarte Theile mitgestört sind. Serres (Anat. compar. du cerveau, t. II, p. 601, 717) hat die Ansicht von Gall dahin modificirt, dass bloß dem mittleren Theil des Kleinhirns jene Bedeutung zukomme; aber schon Longet bemerkt, dass gerade Affectionen des Wurms am leichtesten auf das verlängerte Mark zurückwirken; zugleich hebt derselbe hervor, dass man durch Reizung des Marks bis in den Halstheil, niemals aber durch Reizung des kleinen Gehirns Priapismus hervorrufen könne (Anatomie und Physiol. des Nervensystems I, S. 615). Luciani (Linee generali della fisiologia del cervelletto. Firenze 1884) konnte bei Hunden das Kleinhirn fast vollständig exstirpiren, ohne eine Störung des Geschlechtstriebes zu beobachten. Gegenüber vereinzelten Beobachtungen ist es endlich entscheidend, dass die Statistik der Kleinhirntumoren die Ansicht der Phrenologen nicht im geringsten bestätigt (Ladame, S. 99). Vom vergleichend-anatomischen Standpunkte haben Leuret (Anatomie comparée du système nerveux I, p. 219) sowie Owen (Anatomy of vertebrates I, p. 287) hervorgehoben, dass im Thierreich die Energie der Geschlechtsfunctionen und die Entwicklung des Cerebellum durchaus nicht gleichen Schritt halten. Dagegen bemerkt der letztere, dass ein stark entwickeltes Cerebellum durchweg auf eine stark entwickelte Körpermuskulatur zurückschließen lasse. Bei Thieren, die nach der Exstirpation des Kleinhirns längere Zeit am Leben erhalten blieben, beobachtete Luciani Ernährungsstörungen, nach denen er dem Kleinhirn neben seiner Bedeutung für die Körperbewegungen auch einen nutritiven Einfluss zuschreibt. Den Einfluss auf die Bewegungen ist Luciani nach seinen umfangreichen physiologischen und pathologischen Beobachtungen geneigt als einen directen zu betrachten, indem er annimmt, dass die potenzielle Energie in der gesammten willkürlichen Muskulatur durch die Wirkungen des Kleinhirns erhöht werde. Die eigenthümlichen Ausfalls- und Schwindelerscheinungen nach Verletzungen desselben werden daher von ihm im wesentlichen als reine Symptome der Muskelschwäche betrachtet (Luciani, Il Cervelletto, p. 300 ff.), und er sieht demgemäß in diesem Organe einen Apparat zur Ansammlung und Aufspeicherung der Kräfte des centralen Nervensystems, analog wie die Ganglien des Sympathicus für beschränktere Nervengebiete solche Apparate zu sein scheinen. Wenn übrigens Luciani zu Gunsten dieser Hypothese anführt, dass sie dem Cerebellum keine specifische Function zuschreibe, so dürfte hiergegen einzuwenden sein, dass gerade auf Grund der Annahme einer nicht-specifischen Energie der centralen Elemente jene Kräfte der Ansammlung der Energie allen Centraltheilen zukommen werden, dass jedoch mit dieser allgemeinen Eigenschaft stets besondere Functionen verbunden sind, die allerdings nicht von der specifischen Natur der Elemente, wohl aber von den Verbindungsweisen derselben unter einander und mit den peripherischen Organen abhängt. Vgl. hierzu unten Nr. 7 und Cap. VI.

eine wirkliche Aufhebung der Empfindungen handelt. Da man selbst nach tiefgreifenden Läsionen des Cerebellum alle bewussten Empfindungen fortdauern sieht, so kann nur ein Hinwegfall solcher Eindrücke angenommen werden, welche direct und ohne vorherige Umsetzung in bewusste Empfindungen auf die Regulirung der Bewegungen einwirken [1]. Ebensowenig werden die willkürlichen Bewegungen an sich aufgehoben, da selbst nach vollständiger Zerstörung des Cerebellum der Wille noch über jeden einzelnen Muskel seine Herrschaft ausüben kann. Nur hierdurch wird es auch erklärlich, dass die Störungen nach Kleinhirnverletzungen allmählich sich ausgleichen können. Diese Ausgleichung geschieht, indem mittelst der fortdauernden bewussten Empfindungen die willkürlichen Bewegungen neu regulirt werden. Aber eine gewisse schwerfällige Unsicherheit bleibt immer zurück. Man sieht es den Bewegungen an, dass sie erst aus einer Art Ueberlegung hervorgehen müssen. Jene unmittelbare Sicherheit der Bewegungen, wie sie das unverletzte Thier besitzt, ist verloren. Auch hier kommt demnach das Princip der mehrfachen Vertretung der Körpertheile im Gehirn zur Geltung. Das kleine Gehirn scheint der unmittelbaren Regulation der Willensbewegungen durch die Sinneseindrücke bestimmt zu sein. Es würde danach dasjenige Centralorgan sein, welches die von der Großhirnrinde aus angeregten Bewegungen des thierischen Körpers in Einklang bringt mit der Lage desselben im Raume. Was uns die Anatomie über den Verlauf der ein- und austretenden Leitungswege gelehrt hat, steht in zureichender Uebereinstimmung mit dieser Auffassung. In den untern Kleinhirnstielen nimmt dieses Organ eine Vertretung der allgemeinen sensorischen Bahn auf, welche von Seiten des Sehnerven und der vordersten sensibeln Hirnnerven wahrscheinlich ergänzt wird durch Fasern, die im vordern Marksegel und in den Bindearmen verlaufen. Seine obere Verbindung aber geschieht durch die Binde- und Brückenarme, durch die es theils mit den vordern Hirnganglien, theils mit den verschiedensten Theilen der Großhirnrinde in Zusammenhang steht [2].

---

1) Die von LUCIANI (a. a. O. p. 297) hervorgehobene Integrität sämmtlicher Sinnesempfindungen bei tiefgreifenden Kleinhirnverletzungen scheint mir darum kein zwingender Einwand gegen die hier aufgestellte Hypothese zu sein, weil dieser unmittelbare regulirende Einfluss der Sinneseindrücke auf die Bewegungen beseitigt sein kann, ohne dass die bewussten Empfindungen aufgehoben sind. Auch hier spielt eben die oben hervorgehobene Mehrheit der centralen Vertretungen der peripherischen Organe ihre Rolle. Ebenso ist es nicht zutreffend, dass die obige Hypothese sich bloß auf anatomische Betrachtungen stützt; vielmehr sind es wesentlich die nach Reizungen wie Verletzungen des Kleinhirns beobachteten physiologischen Erscheinungen, die zum Ausgangspunkte derselben gedient haben.

2) Bei der nahen Beziehung der Oliven zu den Leitungsbahnen des Kleinhirns (vgl. S. 120 ff.) ist es erklärlich, dass die Verletzung derselben ähnliche Bewegungsstörungen veranlasst wie die des Kleinhirns selbst. In der That wurden solche von BECHTEREW beobachtet. (PFLÜGER's Archiv XXIX, S. 257.) Entsprechende Gleichgewichtsstörungen fand derselbe außerdem regelmäßig nach Verletzung der Wände des dritten

Ob hiermit alle Functionen des Kleinhirns erschöpft sind, ist freilich zweifelhaft. Die massenhafte Entwicklung der Seitentheile dieses Organs beim Menschen legt im Zusammenhang mit der Beobachtung, dass Bewegungsstörungen hauptsächlich an Verletzungen des Wurmes gebunden scheinen, den Gedanken an anderweitige Functionen nahe. Zunächst könnte hier an die namentlich beim Menschen so bedeutungsvolle Beziehung der Gehörseindrücke zu den Bewegungen gedacht werden. Wenn, wie man vermuthet, für den Hörnerven eine Zweigleitung über das Kleinhirn existirt, deren unterer Theil in den dem Strickkörper sich anschließenden Centralfasern des Acusticus liegt, während der obere in den oberen Kleinhirnstielen zu jenem vordern Theil der Großhirnrinde verläuft, von welchem die motorische Innervation ausgeht, so könnte in dieser Anordnung ein Ausdruck für die eigenthümliche Beziehung der Gehörsempfindungen zu den Bewegungen unseres eigenen Körpers gefunden werden. Falls das Kleinhirn überhaupt jene sensorische Zweigbahn ablenkt, welche Eindrücken entspricht, die von directem Einfluss auf unsere Willensbewegungen sind, so scheint es nicht unwahrscheinlich, dass derjenige Sinnesnerv, der objectiven Sinneseindrücken eine eminente Beziehung zur Bewegung gibt, in der nämlichen Bahn vertreten ist. Diese Beziehung findet bekanntlich vor allem darin ihren Ausdruck, dass rhythmischen Schalleindrücken unsere Bewegungen in entsprechendem Rhythmus sich anpassen.

6. Functionen der Großhirnhemisphären.

Der physiologische Versuch sowohl wie die pathologische Beobachtung zeigen, dass örtlich beschränkte Zerstörungen der Hirnlappen ohne wahrnehmbare Veränderungen der Functionen geschehen können. Nur dann, wenn die Abtragung in weitem Umfange erfolgt, erscheinen die Thiere schwerfälliger, stumpfsinniger; aber auch diese Veränderung schwindet namentlich bei den niederen Wirbelthieren meistens bald wieder. Eine Taube, der man den einen Großhirnlappen völlig oder von beiden beträchtliche Theile entfernt hat, ist nach Tagen oder Wochen häufig nicht mehr

---

Hirnventrikels. (Ebend. XXXI, S. 479). Als peripherische Organe, deren Reizung oder Verletzung ähnliche Symptome wie die des Cerebellum hervorbringt, werden wir außerdem später die Bogengänge des Ohrlabyrinths kennen lernen. Vergl. Cap. XI. Wenn von verschiedenen physiologischen Autoren das Kleinhirn als ein »centrales Gleichgewichtsorgan« oder auch als ein »Coordinationsorgan« bezeichnet wird, so scheinen diese Ansichten der oben entwickelten am nächsten zu kommen. Aber jene Ausdrücke bezeichnen zusammengesetzte Begriffe, die eine nähere Analyse der Bedingungen fordern, auf denen das Gleichgewicht oder die Coordination der Bewegungen des Körpers beruht.

von einem normalen Thier zu unterscheiden. Je entwickelter das Großhirn ist, um so mehr schwindet allerdings diese scheinbare Indifferenz gegen seine Misshandlungen. Bei Kaninchen und noch mehr bei Hunden ist der Stumpfsinn, die allgemeine Trägheit der Bewegungen schon viel deutlicher als bei Vögeln[1]), und beim Menschen hat man zwar örtlich beschränkte Texturveränderungen, namentlich wenn sie allmählich entstanden, ebenfalls symptomlos verlaufen sehen, aber irgend ausgebreitetere Verletzungen sind hier meistens von Störungen der willkürlichen Bewegung, seltener von solchen der Sinne oder der psychischen Functionen begleitet[2]). Was die letzteren betrifft, so scheinen dieselben bleibend nur in solchen Fällen alterirt zu sein, wo die Rinde beider Großhirnlappen in umfangreicherem Maße verändert ist. Totale Zerstörung eines Großhirnlappens hat man dagegen sogar beim Menschen mehrfach ohne nachweisbare Beeinträchtigung der Intelligenz beobachtet[3]).

Werden beide Großhirnlappen bei Erhaltung der Mittelhirnganglien und des Cerebellum vollständig abgetragen, so tritt als nächste Folge der Operation völlig stumpfsinniges Verhalten der Thiere ein, wobei diese zugleich in einer und derselben Körperstellung zu verharren pflegen, so lange sie nicht durch sensible Reize zu Fluchtbewegungen oder anderen zusammengesetzten Reflexen angetrieben werden[4]). Wesentlich anders gestalten sich die Erscheinungen, wenn es gelingt, die Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Vögel, Kaninchen und selbst Hunde reagiren nun in diesem großhirnlosen Zustand nicht bloß zweckmäßig auf Tast- und Gesichtsreize, sondern sie passen ihre Bewegungen ebenso wie normale Thiere den äußeren Eindrücken an: sie weichen Hindernissen aus, sie vermögen durch Balanciren das Körpergleichgewicht herzustellen u. dergl.; ja die Thiere vollziehen anscheinend spontan Bewegungen, indem sie hin- und herlaufen, vorgehaltene Nahrung ergreifen und verschlingen. Demgemäß erscheinen sie im vollen Besitz der Sinnes- und der Bewegungsfunctionen. Dagegen fehlen nicht nur alle intellectuellen Aeußerungen, sondern auch der Ausdruck von Gemüthsbewegungen beschränkt sich auf Schmerzäußerung nach starken Empfindungsreizen, während jeder Ausdruck der Freude und anderer zusammengesetzter Affecte verloren gegangen ist. Auch sind die spontanen Bewegungen weit einförmiger und beschränkter als die eines unversehrten Thieres: der großhirnlose Hund geht, meist im be-

---

1) Goltz, Pflüger's Arch. XIII, S. 1, XIV, S. 412, XX, S. 1.

2) Vgl. die Fälle bei Longet (Anat. und Physiol. des Nervensystems I, S. 542 f.) und Ladame (Hirngeschwülste, S. 186 f.), sowie Nothnagel, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 435 ff.

3) Longet, Anatomie u. Physiol. des Nervens. I, S. 539.

4) Flourens, Untersuchungen über die Eigenschaften und Verrichtungen des Nervensystems S. 28, 80.

schleunigten Tempo, fortwährend hin und her, großhirnlose Vögel fliegen nur, wenn man sie in die Luft wirft, niemals spontan [1]). Ein wesentlicher Unterschied der Erfolge der totalen und der bloß partiellen Ausschneidung des Großhirns besteht jedoch darin, dass im ersteren Fall, nachdem die der Operation unmittelbar folgende Depression der Functionen vorübergegangen ist, die bleibenden Störungen niemals wieder ausgeglichen werden, wogegen nach bloß partieller Exstirpation eine je nach dem Umfang der Zerstörung mehr oder weniger vollständige Wiederherstellung der intellectuellen Leistungen eintreten kann [2]).

Das hieraus hervorgehende allgemeine Resultat, dass die physiologischen Eigenschaften der Großhirnhemisphären zu den geistigen Functionen in nächster Beziehung stehen, wird durch die vergleichende Anatomie insofern bestätigt, als dieselbe zeigt, dass die Masse der Großhirnlappen und namentlich ihre Oberflächenentfaltung durch Furchen und Windungen mit der steigenden Intelligenz der Thiere zunimmt. Dieser Satz wird freilich durch die Bedingung eingeschränkt, dass beide Momente, Masse und Faltung der Oberfläche, in erster Linie von der Körpergröße abhängig sind. Bei den größten Thieren sind die Hemisphären absolut, bei den kleinsten relativ, d. h. im Verhältniss zum Körpergewicht, größer, und die Faltungen nehmen, wie aus der relativen Abnahme der Oberfläche bei wachsendem Volum eines Organs verständlich ist, mit der Gehirngröße zu: alle sehr großen Thiere haben daher gefurchte Hirnlappen [3]). Außerdem ist die Organisation von wesentlichem Einflusse. Unter den auf dem Lande lebenden Säugethieren besitzen die Insectivoren das windungsärmste, die Herbivoren das windungsreichste Gehirn, in der Mitte stehen die Carnivoren; die meerbewohnenden Säugethiere gehen, obgleich sie Fleischfresser sind, den Herbivoren voran. So kommt es, dass der oben aufgestellte Satz überhaupt nur in doppelter Beziehung Gültigkeit beanspruchen kann: erstens bei der weitesten Vergleichung der Gehirnentwicklung im Wirbelthierreich und zweitens bei der engsten Vergleichung von Thieren verwandter Organisation und ähnlicher Körpergröße. Im letzteren Fall ist eigentlich allein das Resultat ein schlagendes. Vergleicht man z. B. die Gehirne verschiedener Hunderassen oder der menschenähnlichen Affen und des Menschen, so kann kein Zweifel sein, dass die intelligenteren Rassen oder Arten größere und windungsreichere Hemisphären besitzen.

1) Schrader, Pflüger's Archiv XLIV, S. 175 ff. Goltz, ebend. LI S. 570 ff.

2) Die längere Zeit nach totaler Abtragung der Großhirnlappen beobachtete, besonders von Goltz und Schrader hervorgehobene Abmagerung der Thiere, die sich dann auch regelmäßig mit einer Wiederabnahme der spontanen Bewegungsfähigkeit verbindet, ist vermuthlich nur eine Folge der allmählich eintretenden Erweichung des Mittelhirns und der secundären Degeneration, die sich im Rückenmark entwickelt.

3) Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du système nerveux, II, p. 290.

Weitaus am bedeutendsten ist dieser Unterschied zwischen dem Menschen und den übrigen Primaten[1].

Wenn nun die Masse und Oberflächenentfaltung des Gehirns zu einem um so sichereren Maß der geistigen Anlagen werden, je näher sich die der Vergleichung unterworfenen Formen stehen, so wird man erwarten dürfen, dass dies im höchsten Grade der Fall sein werde bei Individuen der nämlichen Species. In der That ist es für den Menschen durch die Beobachtung zweifellos erwiesen, dass Individuen von hervorragender Begabung große und windungsreiche Hemisphären besitzen[2]. Das physiologische Verständniss der Hirnfunctionen wird freilich auch durch dieses Ergebniss nicht viel gefördert. So liegt denn die Frage nahe, ob nicht eine Beziehung der Massen- und Oberflächenentwicklung der einzelnen Theile der Hirnlappen zu bestimmten Richtungen des geistigen Lebens sich nachweisen lasse. Die Phrenologie, welche aus dem Bestreben einen solchen Nachweis zu führen hervorging, ist ebensowohl an der Kritiklosigkeit ihrer Methode wie an der Mangelhaftigkeit ihrer physiologischen und psychologischen Vorbegriffe gescheitert. Indem man die geistigen Functionen als Verrichtungen einer Anzahl innerer Sinne ansah, wurde jedem der letzteren nach Analogie der äußeren Sinne sein besonderes Organ angewiesen. Um die Untersuchung dieser Organe am lebenden

1) Huschke fand das durchschnittliche Gewicht des männlichen Gehirns germanischer Rasse im Alter zwischen 30 und 40 Jahren = 1424, des weiblichen Gehirns = 1273 Grm. (Schädel, Hirn und Seele, S. 60.) Bei den tiefer stehenden Menschenrassen scheint das Hirn an Gewicht kleiner und namentlich an Windungen ärmer zu sein; doch fehlt es darüber an zureichenden Bestimmungen (ebend. S. 73). Sicherer sind in dieser Beziehung die Messungen der Schädelcapacität, welche auf das Hirnvolum zurückschließen lassen. (Huschke, S. 48 f. Broca, Mémoires d'anthropologie. Paris 1871, p. 191.) Ueber das Verhältniss der einzelnen Hirntheile zu einander beim Menschen und bei verschiedenen Thieren vgl. Huschke a. a. O. S. 93 f. H. Wagner (Maßbestimmungen der Oberfläche des großen Gehirns. Cassel und Göttingen 1864, S. 35, 39) fand die Gesammtoberfläche des Gehirns beim Menschen 2196—1877, beim Orang 533,5 □cm. Das Gewicht des letzteren Gehirns betrug 79,7 Grm.

2) Der obige Satz wurde von Gall aufgestellt (Gall und Spurzheim, Anatomie et physiol. du système nerveux II, p. 251) und dann von Tiedemann bestätigt (Das Hirn des Negers mit dem des Europäers und Orang-Utangs verglichen. Heidelberg 1837, S. 9). R. Wagner, dem man die wissenschaftliche Verwerthung mehrerer Gehirne hervorragender Männer (Gauss, Dirichlet, C. Fr. Hermann u. a.) verdankt, widersprach demselben. (Göttinger gel. Anz. 1860, S. 65. Vorstudien zu einer wissenschaftl. Morphologie und Physiologie des Gehirns. Göttingen 1860, S. 33.) C. Vogt (Vorlesungen über den Menschen I, S. 98) hat aber mit Recht darauf hingewiesen, dass Wagner's eigene Zahlen für jenen Satz eintreten, wenn man aus denselben diejenigen Beispiele herausgreift, welche wirklich Individuen von unzweifelhaft hervorragender Begabung betreffen. Zum selben Resultat ist auch Broca gekommen (Mémoires d'anthropologie, p. 155). Uebrigens bedarf es kaum der Bemerkung, dass auch hier die sonstigen Factoren, wie Rasse, Körpergröße, Alter, Geschlecht, in Rücksicht gezogen werden müssen. Ein normales Hottentottengehirn würde, hat schon Gratiolet bemerkt, im Schädel eines Europäers Idiotismus bedeuten. Außerdem ist die Oberflächenfaltung, namentlich die der Stirnlappen, offenbar von wesentlicherer Bedeutung als das Volum oder Gewicht des Gehirns. (H. Wagner a. a. O. S. 36.)

Menschen möglich zu machen, verlegte man dieselben an die Oberfläche des Gehirns und setzte überdies einen Parallelismus der Schädel- und Hirnform voraus, welcher nachweislich nicht existirt. Dieser psychologischen Begriffszersplitterung der Phrenologie gegenüber wies zuerst Flourens auf die Einheit und Untheilbarkeit der geistigen Functionen hin, um daran die Folgerung zu knüpfen, dass auch das Organ derselben ein untheilbares sein werde. Dieser Vorstellung, nach welcher die Masse der Großhirnhemisphären physiologisch ebenso gleichwerthig ist wie eine secernirende Drüse, z. B. die Niere, scheinen in der That die physiologischen Beobachtungen, die wir oben kennen lernten, in gewissem Grade zu entsprechen, da dieselben im allgemeinen lehren, dass die theilweise Wegnahme der Hirnlappen nur die geistigen Functionen im ganzen schwächt, nicht etwa, wie nach der Annahme einer Localisation der Functionen erwartet werden müsste, einzelne Verrichtungen beseitigt und andere unversehrt lässt.

Nichts desto weniger beruht offenbar auch diese Vorstellung auf einer unklaren Auffassung der physiologischen Beziehungen des Gehirns zum gesammten Organismus. Sie konnte in der Physiologie nur so lange die Herrschaft behaupten, als man von den Structurverhältnissen des Gehirns lediglich keine Notiz nahm, und musste weichen, sobald die Anatomie zur Einsicht geführt hatte, dass alle Körpertheile im Gehirn und zwar schließlich in der Großhirnrinde vertreten sind. Es ist daher bezeichnend, dass, lange bevor die physiologischen Versuche zur Annahme einer Localisation gewisser Vorgänge führten, die Gehirnanatomen immer wieder zu derartigen Vorstellungen zurückkehrten. Freilich verfiel man dabei meistens in den Fehler, dass man entweder den inneren Sinnen der Phrenologen oder den Seelenvermögen der gangbaren Psychologie ihre abgegrenzten Organe im Gehirn anzuweisen suchte. Dem liegt aber eine Annahme zu Grunde, auf deren Widerlegung die ganze neuere Nervenphysiologie gerichtet ist, obgleich sie sich selbst dieser Tendenz nicht immer deutlich bewusst wurde: die Annahme einer specifischen Function der nervösen Elementartheile. Die ältere Nervenphysiologie hatte eine solche in beschränkterer Bedeutung zugelassen, indem sie den Satz von der specifischen Energie der Nerven aufstellte, welcher besagte, dass jeder Nerv entweder motorisch oder sensibel sei und im letzteren Fall in einer der fünf Sinnesqualitäten (Gesicht, Gehör, Geruch, Geschmack, Gefühl auf Reize reagire. Hier war mit der specifischen Energie immer noch ein klarer und einfacher Begriff verbunden. Sollten aber Raumsinn, Farbensinn, Formensinn oder Verstand, Phantasie, Gedächtniss u. s. w. an verschiedene Elementartheile gebunden sein, so wurden nicht nur viel mannigfaltigere Functionen, sondern überdies solche vorausgesetzt, mit

denen ein einfacher Begriff sich schlechterdings nicht mehr verbinden ließ. Wir können uns vorstellen, dass eine bestimmte Nervenfaser oder eine bestimmte Ganglienzelle nur in der Form der Lichtempfindung oder des motorischen Impulses functionire, nicht aber, wie etwa gewisse centrale Elemente der Phantasie, andere dem Verstande dienen sollen. Augenscheinlich liegt hier der Widerspruch darin, dass man sich complexe Functionen an einfache Gebilde gebunden denkt. Wir müssen aber nothwendig annehmen, dass elementare Gebilde auch nur elementarer Leistungen fähig sind. Solche elementare Leistungen sind nun im Gebiet der centralen Functionen Empfindungen, Bewegungsanstöße, nicht Phantasie, Gedächtniss u. s. f.

Sogar in diesem beschränkteren Sinne ist jedoch die Annahme einer specifischen Energie zweifelhaft geworden. Dieselbe würde nothwendig zu der Vorstellung einer unabänderlichen Constanz der Function führen: die motorische Nervenfaser oder Ganglienzelle dürfte unter keinerlei Umständen zur Leitung oder Uebertragung von Empfindungen sich hergeben, ja eine bestimmte sensible Faser würde immer nur eine bestimmte Art der Sinneserregung zu leiten vermögen. Bei den Nervenfasern widerspricht dieser Annahme das nicht zu bezweifelnde doppelsinnige Leitungsvermögen[1]. Wenn die motorischen und die sensibeln Nerven beide sowohl centrifugal wie centripetal leiten können, und wenn überdies die physikalischen Vorgänge, welche in beiden den Vorgang der Erregungsleitung begleiten, übereinstimmen, so würde offenbar die Annahme eines specifischen Unterschieds der Functionen durch nichts gerechtfertigt sein; die Verschiedenheit des Reizerfolgs wird ja hinreichend durch die verschiedene centrale und peripherische Endigungsweise der Nervenfasern

1) Abgesehen von der doppelseitigen Fortpflanzung der negativen Schwankung des Nervenstroms, in der man allerdings nicht mehr als einen Wahrscheinlichkeitsgrund für das doppelsinnige Leitungsvermögen wird erblicken können, sind es hauptsächlich zwei experimentelle Thatsachen, aus denen das letztere gefolgert werden muss: erstens die von Kühne beobachtete Erscheinung, dass Reizung eines motorischen Nervenzweiges Zuckungen solcher Muskelpartien auslösen kann, die von Fasern versorgt werden, welche höher oben aus dem nämlichen Nerven entspringen (Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 595), und zweitens die von Paul Bert gemachte Beobachtung, dass der Schwanz einer Ratte, nachdem zuerst seine Spitze mit dem Rücken des Thieres verheilt und dann seine Basis durchschnitten worden ist, gleichwohl in seiner ganzen Länge empfindlich bleibt (Compt. rend. T. 84, 1877, p. 173). Die erste dieser Beobachtungen beweist, dass die motorische Nervenfaser in centripetaler, die zweite, dass die sensible in centrifugaler Richtung zu leiten vermag. Eine noch directere Bestätigung der functionellen Indifferenz peripherischer Nerven suchten Philipeaux und Vulpian zu gewinnen, indem sie die Durchschnittsenden eines motorischen und eines sensibeln Nerven (Hypoglossus und Lingualis) mit einander verheilten und nun durch Reizung des ursprünglich sensibeln Nerventheils Muskelcontractionen auslösten. Neuere Untersuchungen von Vulpian haben jedoch die Beweiskraft dieses Versuchs in Frage gestellt, indem sie es wahrscheinlich machten, dass die Erscheinung von beigemengten motorischen Fasern (der Chorda tympani) herrührt. (Compt. rend. T. 76, 1873, p. 146.)

erklärlich. Insbesondere kommt hierbei für die Leitung innerhalb der Centralorgane jene doppelte Form der Nervenfortsätze der Ganglienzellen in Betracht, welche sichtlich mit der Leitungsrichtung zusammenhängt[1]. Natürlich ist aber damit nicht ausgeschlossen, dass nicht eine gewisse Anpassung der Nervenfasern an jene Formen der Erregung, denen sie durch ihre normalen Verbindungen unterworfen sind, stattfinde; in der That scheinen manche Beobachtungen auf eine derartige Anpassung hinzuweisen[2].

Zwingender noch sind die Gründe, welche bei den Ganglienzellen die Annahme einer absoluten Constanz der Function unmöglich machen. Schon im vorigen Capitel haben wir gesehen, dass die Störungen, die nach Beseitigung bestimmter Gebiete der Hirnrinde sich einstellen, meistens nach kürzerer oder längerer Zeit wieder gehoben werden, und diese Erscheinung konnte auf keine andere Weise als durch die Voraussetzung erklärt werden, dass andere Elemente stellvertretend die Function der hinweggefallenen übernehmen. Darin liegt aber eingeschlossen, dass die stellvertretenden Elemente auf neue Functionen eingeübt werden. In wie großem Umfange die Möglichkeit derartiger Stellvertretungen angenommen werden muss, dies zeigen nun namentlich die vorhin besprochenen Erscheinungen, welche der partiellen Exstirpation der Großhirnlappen folgen. Wenn ein Hund, der einen großen Theil seiner Sinnescentren und motorischen Innervationsherde eingebüßt hat, gleichwohl nach vollendeter Ausgleichung der anfänglichen Störungen die willkürliche Bewegung wieder erlangt und keine einzige Sinnesfunction völlig eingebüßt hat, so muss offenbar eine Stellvertretung in so weitem Maße angenommen werden, dass keine specifische Function mehr übrig bleibt: ein Element, das unter normalen Leitungsverhältnissen eine Gesichtsempfindung vermittelt, wird durch veränderte Bedingungen Träger einer Tastempfindung, einer Muskelempfindung oder motorischen Innervation; ja es wird kaum die Annahme sich abweisen lassen, dass, sofern nur durch das centrale Fasernetz verschiedenartige Vorgänge einem und demselben Element zugeleitet werden können, dieses selbst im Stande sei, eine Mehrheit verschiedener Functionen

---

1) Vergl. oben Cap. II S. 36 ff.

2) Hierher gehört zunächst die mehrfach constatirte Thatsache, dass die Durchschnittsenden gleichartiger Nerven leichter als diejenigen ungleichartiger (sensibler und motorischer) mit einander verwachsen. Ebenso würde, wenn die Vermuthung von Vulpian sich bestätigen sollte, dass nach der Verwachsung eines sensibeln mit einem motorischen Nervenende die Reizung des ersteren niemals Zuckungen auslöst, dies hierher zu beziehen sein. Andere Thatsachen scheinen auf vorübergehende Anpassungen hinzuweisen. So fanden Philipeaux und Vulpian, dass nach der Durchschneidung des Hypoglossus der Lingualis allmählich motorische Wirkungen auf die Zunge gewinnt, die von den in ihm enthaltenen Fasern der Chorda herrühren, aber nur so lange andauern, als sich der Hypoglossus nicht regenerirt hat. (Compt. rend. T. 56. 1863, p. 1009; T. 76, 1873, p. 146.)

in sich zu vereinigen. Es ist klar, dass eine so weitgehende functionelle Accommodation der ganglιösen Elemente eine specifische Energie der centralen Nervenfasern völlig unhaltbar erscheinen lässt, sofern man unter derselben mehr verstehen sollte als eine Anpassung an die Leitung derjenigen Erregungsvorgänge, welche durch die bestehenden Verbindungen der Elementartheile zunächst begünstigt sind.

Man hat nun freilich eingewandt, durch eine Stellvertretung in solchem Umfange, wie sie die Resultate der Exstirpationsversuche annehmen lassen, werde die ganze Grundlage dieser Hypothese, die Localisation der Gehirnfunctionen, selbst in Frage gestellt, und es erscheine dem gegenüber weit einfacher, wieder zu der Anschauung von Flourens zurückzukehren, wonach die Großhirnhemisphären in allen ihren Theilen gleichmäßig zu den von ihnen ausgehenden Functionen befähigt seien[1]). Will man aber diese Anschauung in einer Form aufrecht erhalten, in der sie nicht sofort mit unserer Kenntniss der Structurverhältnisse des Gehirns und mit den zahlreichen den unsicheren Deutungen des physiologischen Experiments minder ausgesetzten pathologischen Erfahrungen über die Localisation gewisser Functionen in Widerspruch tritt, so wird man natürlich nicht etwa vermuthen können, dass z. B. bei dem gleichzeitigen Vollzug einer Klang-, einer Lichtempfindung und einer Muskelbewegung das Gehirn in seiner ganzen Masse von den drei Formen der Klangerregung, Lichterregung und motorischen Erregung ergriffen werde, sondern man wird sicherlich annehmen, dass jeder dieser Vorgänge in besonderen Elementen stattfinde. Auch in einem secernirenden Organ wie der Niere wird ja nicht jeder Tropfen secernirter Flüssigkeit von allen Theilen gleichzeitig geliefert. Ueberdies ist aber diese Analogie schon deshalb eine verfehlte, weil in dem Gehirn sehr verschiedenartige functionelle Vorgänge vorauszusetzen sind. Gibt man nun zu, dass in dem oben bezeichneten Sinne eine räumliche Trennung der Functionen nothwendig stattfinden müsse, so kann die Bestreitung ihrer Localisation eben nur den Sinn haben, dass man die absolute Constanz der Functionen leugnet. Dies ist es aber gerade, was auch von Seiten der Stellvertretungshypothese geschieht. Der Unterschied beider Anschauungen besteht also nur darin, dass die Bekämpfer der Localisation geneigt sind, ein minder strenges Gebundensein bestimmter Functionen an bestimmte Theile der Großhirnrinde vorauszusetzen, und hierin liegt eben, dass sie eine Stellvertretung in weit größerem Umfange für möglich halten, als dies gewöhnlich angenommen wird. In letzterer Beziehung muss in der That zugegeben werden, dass die Hypothesen, wonach die Stellvertretung entweder auf symmetrisch gelegene Elemente

1) Goltz, Pflüger's Archiv XX, S. 35.

der andern Hirnhälfte[1]) oder auf unmittelbar benachbarte Elemente[2]) sich beschränken soll, den Erfordernissen der Beobachtung nicht genügen. Ist auch bei der Ausgleichung gewisser Störungen, z. B. der totalen Aphasie, eine Stellvertretung durch die gegenüberliegende Hirnhälfte zu vermuthen, und mag in andern Fällen, z. B. bei der Ausgleichung motorischer Störungen, die durch umschriebene Rindendefecte veranlasst sind, zunächst die Erregung auf benachbarte Rindentheile sich ausbreiten, die nunmehr allmählich den neuen Einflüssen sich anpassen, so lassen doch die relativ unbedeutenden Erfolge größerer Substanzverluste bei Thieren kaum bezweifeln, dass unter Umständen, namentlich bei einer relativ unvollkommenen Ausbildung der Centralorgane, jenes Princip der stellvertretenden Function schließlich nur an den Grenzen des die Zellen der Großhirnrinde nach allen Seiten verbindenden Fasernetzes seine eigene Grenze findet. Gerade die Indifferenz der Function, die wir für die nervösen Elemente voraussetzen müssen, dürfte es begreiflich machen, dass diejenigen Ausfallserscheinungen, die nach einer vor längerer Zeit eingetretenen Hinwegnahme ansehnlicher Theile der Hirnlappen bei Thieren zurückbleiben, nicht sowohl in einem Mangel bestimmter Sinnesempfindungen oder Bewegungen, als vielmehr in einer allgemeinen Depression der Functionen bestehen. Wenn wir bedenken, dass in dem gebliebenen Gehirnrest Erregungen, die zuvor getrennt waren, vielfach an die nämlichen centralen Elemente gebunden sein werden, so wird es begreiflich, dass sich die Wahrnehmungen unvollkommen vollziehen, dass die Thiere zu feineren Bewegungen ungeschickt werden, und dass intellectuelle Leistungen, zu denen stets zahlreiche reproducirte Vorstellungen disponibel sein müssen, fast ganz hinwegfallen; und wir werden nicht nöthig haben zur Erklärung derartiger Erscheinungen zu der abenteuerlichen Vorstellung zu greifen, dass in jeder Ganglienzelle der Großhirnrinde ein Partikelchen »Intelligenz« seinen Sitz habe, welche demnach proportional dem Verlust an grauer Substanz sich vermindern müsse. Uebrigens scheint die Vergleichung der Gehirnversuche bei verschiedenen Thieren und der pathologischen Beobachtungen am Menschen zu lehren, dass der Umfang, in welchem Stellvertretungen stattfinden können, in hohem Grade von der speciellen Organisation des Gehirns abhängig ist. Während man bei Fröschen und Vögeln sofort nach der Wegnahme beträchtlicher Hirnmassen zwar eine Trägheit aller Functionen, aber nirgends eine bestimmte Lähmung der Empfindung oder Bewegung wahrnimmt, schwinden beim Hunde erst nach längerer Zeit die anfänglich bestehenden speciellen Ausfallssymptome. Beim Menschen aber scheinen

---

1) Soltmann, Jahrb. f. Kinderheilkunde. N. F. IX, S. 106.
2) Carville et Duret, Arch. de physiol. 1875, p. 352.

die letzteren, falls die Verletzung einen erheblicheren Umfang erreicht, überhaupt niemals zu schwinden, oder höchstens dann, wenn die Verletzung in der frühesten Lebenszeit erfolgt ist[1]. Beim Erwachsenen ist, wie es scheint, kein Fall zur Beobachtung gekommen, in welchem nach einer umfangreichen Zerstörung der centromotorischen Zone eine vollständige Beseitigung der Paralyse erfolgt wäre. Es ist also wohl nicht daran zu zweifeln, dass mit der steigenden Entwicklung des Hirnbaues die functionelle Sonderung der Theile zunimmt, und dass damit zugleich die Möglichkeit einer Stellvertretung in engere Grenzen eingeschränkt wird. Auch während der individuellen Entwicklung scheinen sich diese Verhältnisse geltend zu machen. Abgesehen von den oben berührten pathologischen Erfahrungen, nach denen beim Menschen Verletzungen, die in den ersten Lebensjahren geschehen, leichter sich ausgleichen, dürfte in diesem Sinne auch die Beobachtung von Soltmann zu deuten sein, dass die Exstirpation der motorischen Rindencentren bei neugeborenen Hunden keine merklichen Bewegungsstörungen nach sich zieht[2].

Ebenso unhaltbar wie die Annahme einer gleichförmigen Betheiligung des Gehirns an allen seinen Leistungen ist aber die entgegengesetzte Voraussetzung einer strengen Localisation, welche in der Hirnrinde Elemente voraussetzt, die in ihrer Function vollständig einzelnen peripherischen Nervenfasern und ihren Endigungen entsprechen sollen, so dass also z. B. eine Sehfläche im Centralorgan existire, die der Fläche der Retina durchaus äquivalent sei. Um gleichwohl auch über den Einfluss des Gehirns auf die psychischen Leistungen Rechenschaft zu geben, bleibt dann nichts übrig, als neben diesen einfachen Elementen solche von höchst complexer Natur anzunehmen, in denen sich Erinnerungsbilder ablagern, logische Begriffe bilden u. dergl. Neben der Verlegung complexer Functionen in einfache Elemente macht man hier noch die früher schon gerügte falsche Schlussfolgerung, Elemente, deren Beseitigung eine bestimmte Function aufhebt, seien als die Erzeuger dieser Function anzusehen[3]. Das nämliche gilt von der Hypothese, dass in den Zellen eines bestimmten Centralgebiets Vorstellungen einer bestimmten Kategorie befestigt seien, in den Zellen der centralen Sehsphäre also z. B. die sämmtlichen Gesichtsvorstellungen, über welche das betreffende Individuum verfüge. Man denkt sich hier die Vorstellungen schichtenweise in Zellenfeldern abgelagert und daher durch Abtragung der letzteren so lange aus dem Ge-

1) Vgl. Ferrier, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 86.

2) Soltmann, Jahrb. f. Kinderheilkunde. N. F. IX, S. 106. Die gleichzeitig gefundene Wirkungslosigkeit elektrischer Reizung der Hirnrinde bei neugeborenen Thieren konnte von andern Beobachtern nicht bestätigt werden. Vgl. Paneth, Pflüger's Archiv XXXVII, S. 202.

3) Vgl. oben S. 174.

dächtniss verschwunden, bis sie gelegentlich wieder neuen Zellen einverleibt werden[1]. Diese Anschauung hat sogar zu dem seltsamen Versuche geführt, die Zahl der etwa von einem Gedächtniss zu fassenden Vorstellungen nach der Zahl der Rindenzellen abschätzen zu wollen. Auch in ihrer Anwendung auf die Symptombilder der Aphasie führt sie zu den ungeheuerlichsten Annahmen. Bei den Formen der amnestischen Aphasie beobachtet man, dass für das Verschwinden der Wortvorstellungen aus dem Gedächtniss psychologische Motive bestimmend sind. Am leichtesten verschwindet der Vorrath an Eigennamen, dann gehen die häufiger gebrauchten Substantiva verloren, am sichersten haften die abstracteren Redetheile und die zum Ausdruck bestimmter Gemüthsbewegungen dienenden Interjectionen[2]. Man müsste also nicht nur voraussetzen, dass die Wortvorstellungen nach grammatischen Kategorien im Gehirn abgelagert seien, sondern auch dass durch irgend einen wunderbaren Zufall bei einer partiellen Zerstörung des sensorischen Wortcentrums jedesmal zuerst die Schichte der Eigennamen, dann die der andern concreten Substantiva und hierauf erst der Rest der grammatischen Zellencomplexe, zu allerletzt wahrscheinlich die Interjectionszellen heimgesucht werden! Eine Annahme, die zu so absurden Consequenzen führt, ist nicht einmal als provisorische Hypothese brauchbar. Es ist aber wohl beachtenswerth, dass in dieser Annahme, welche die Irrthümer der Phrenologie in einer etwas abgeänderten Form erneuert, offenbar das Princip der specifischen Energie seine folgerichtige Durchführung findet. War es der Fehler der älteren Phrenologie, dass sie je einem beliebigen Complex von Elementartheilen ein verwickeltes Geistesvermögen zutheilte, so liegt der Irrthum dieser ihrer jüngeren Schwester darin, dass sie die einzelnen vorgeblichen Elemente der geistigen Thätigkeit, zunächst die Vorstellungen, in den morphologischen Elementen des Centralorgans verkörpert denkt. Diese Anschauung ist aber in doppelter Beziehung fehlerhaft. Erstens ist jede jener Vorstellungen, die man hierbei als psychische Elemente annimmt, z. B. eine Gesichts-, eine Wortvorstellung, in Wahrheit ein höchst zusammengesetztes Product, bei welchem demnach auch ein verwickeltes Zusammenwirken zahlreicher centraler Elemente vorausgesetzt werden muss. Zweitens sind die Vorstellungen nicht Substanzen, sondern Functionen. Wie ein gegebenes Netzhautelement an der Erzeugung unzähliger Gesichtsbilder betheiligt sein kann, so wird dies auch bei jeder Ganglienzelle vorauszusetzen sein, ja hier in noch höherem

---

1) Vgl. z. B. Meynert, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie von Leidesdorf und Meynert, 1867, S. 80. Munk, Ueber die Functionen der Großhirnrinde, Berlin 1891, Einleitung S. 9. Sitzungsber. der Berl. Akad. 20. Juni 1889, S. 7 ff. Vgl. hierzu meine Abh.: Zur Frage der Localisation der Großhirnfunctionen, Philos. Stud. VI, S. 1.

2) Kussmaul a. a. O. S. 163 f.

Maße wegen der größeren Indifferenz der Function centraler Elemente, auf welche die Erscheinungen der Stellvertretung hinweisen.

Aus diesen letzteren Erscheinungen geht zugleich hervor, dass wir nur mit beträchtlichen Einschränkungen berechtigt sind, die Rinde des Großhirns in Provinzen einzutheilen, welche den verschiedenen Sinnesorganen und Bewegungswerkzeugen des Körpers entsprechen. Kann unter abgeänderten Leitungsbedingungen eine neue Vertheilung der Functionen zu Stande kommen, so liegt die Vermuthung nahe, dass auch unter normalen Verhältnissen Schwankungen vorkommen, die von der verschiedenen individuellen Entwicklung abhängig sind. Unter allen Umständen wird es ferner unzulässig sein, anzunehmen, dass lediglich an die Function bestimmter centraler Zellen die eigenthümliche Form unserer sinnlichen Empfindung gebunden sei, dass also z. B. die Empfindung einer gewissen Farbe der psychologische Vorgang sei, welcher unabänderlich den physiologischen Process innerhalb einer bestimmten Zellengruppe begleite. Unter dieser Voraussetzung wäre es schlechthin unbegreiflich, wie unter abgeänderten Leitungsbedingungen die nämliche Empfindung allmählich an eine andere Zellengruppe übergeben kann. Vielmehr werden wir annehmen müssen, dass bei einer Sinnesempfindung die Reizungsvorgänge von dem peripherischen Anfang des Sinnesnerven an bis zu seiner centralen Endigung im Gehirn betheiligt sind, dass also z. B. auf die Qualität der Lichtempfindung der Vorgang in der Netzhaut von wesentlichem Einflusse ist. In der That wird dies auch durch die Beobachtung bestätigt, dass Blind- oder Taubgeborenen die Qualitäten des Lichtes oder der Farbe gänzlich fehlen, trotz unverkümmerter Ausbildung des Gehirns, und obgleich auch bei ihnen zu jenen centralen Erregungen Anlass gegeben ist, welche beim Sehenden und Hörenden Sinnesempfindungen in der Form der Phantasie- und Erinnerungsbilder verursachen. Anderseits freilich können nach dem Verlust der äußern Sinnesorgane die einmal erworbenen Qualitäten der Empfindung lange Zeit erhalten bleiben. Es widerspricht dies aber nicht dem Princip der Indifferenz der Function, welches nur verlangt, dass zu einer bestimmten Functionsform eine äußere Ursache gegeben sein müsse, aber nicht ausschließt, dass die einmal eingeübte Functionsform auch dann noch andauert, wenn ihre äußere Ursache hinwegfällt. Wir haben auch hier vorauszusetzen, dass eine Anpassung der centralen Elemente an die ihnen zugeführten Erregungsvorgänge stattfindet, wodurch eine Art centraler Signale für die peripherischen Vorgänge sich ausbildet. Je zusammengesetzter eine Sinnesvorstellung ist, um so verwickelter wird nun diese ursprüngliche Mitarbeit der peripherischen Sinnesorgane und der niedrigeren Centralgebiete sein. Bei einer räumlichen Gesichtsvorstellung z. B. werden die Beschaffenheit des Netzhautbildes,

die durch die Anordnung der Stäbchen und Zapfen bedingte Schärfe der Auffassung, die ebenfalls wahrscheinlich zunächst in peripherischen Bedingungen gelegenen localen Färbungen der Empfindung, die Bewegungsenergien der Augenmuskeln und des Accommodationsapparates, die zwischen Netzhauterregung und Bewegung im Mittelhirn vermittelte Reflexübertragung in Betracht kommen. Für alle diese Vorgänge werden schließlich centrale Signale existiren, durch welche eine Reproduction früher stattgefundener Vorstellungen ermöglicht wird, welche aber niemals in Wirksamkeit treten können, wenn nicht jene äußeren Entstehungsbedingungen vorangegangen sind.

Dass angesichts einer derartigen Zergliederung der geistigen Functionen weder von einer völligen functionellen Identität einzelner Rindenelemente mit bestimmten Retinapunkten, noch davon die Rede sein kann, dass die Intelligenz, der Wille und andere complicirte Geistesthätigkeiten an einzelne Hirntheile oder — was im wesentlichen auf das nämliche hinauskommt — in dem Sinne von Flourens an die Gesammtmasse der Hirnlappen gebunden seien, versteht sich von selbst. Sind doch jene Geistesvermögen Begriffe, mit denen wir außerordentlich verwickelte Complexe elementarer Functionen bezeichnen, wobei überdies nur die sinnlichen Grundlagen dieser Thätigkeiten, die den Empfindungen parallel gehenden nervösen Erregungsvorgänge, einer physiologischen Analyse zugänglich sind, während alles, was die eigentliche Leistung der Intelligenz ausmacht, durchaus nur ein Gegenstand psychologischer Untersuchung sein kann. Ebenso ist die Bezeichnung der Großhirnrinde als »Organ des Bewusstseins« nur unter wesentlichen Einschränkungen zulässig [1]). Will man damit die Thatsache andeuten, dass die Hinwegnahme der Hirnlappen alle Lebensäußerungen aufhebt, die wir beim Menschen in der Regel auf das Bewusstsein beziehen, so ist hiergegen nichts einzuwenden, obgleich die Frage, inwiefern den niederen Centraltheilen ein unvollkommener Grad von Bewusstsein zukomme, hierdurch noch nicht erledigt ist [2]). Soll dagegen das Wort Organ hier im gewöhnlichen physiologischen Sinne verstanden werden, als das Werkzeug, welches Bewusstsein hervorbringt, so wird die Bezeichnung zweifellos unrichtig. An der Entstehung des Bewusstseins sind alle Organe betheiligt, an deren Functionen die Entwicklung unserer Vorstellungen gebunden ist, also außer den sämmtlichen Centraltheilen insbesondere auch die peripherischen Sinnes- und Bewegungswerkzeuge [3]). Ist

1) Vgl. C. Wernicke, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, XXXV, 4. Heft, S. 420 und die hierauf bezüglichen kritischen Bemerkungen von J. L. A. Koch ebend. 6. Heft.

2) Hinsichtlich dieser Frage sowie der psychologischen Untersuchung des Bewusstseins überhaupt vgl. Abschnitt IV, Cap. XV.

3) Auch von S. Stricker ist auf diese Betheiligung anderer Organe bei der Aus-

nun aber auch das Bewusstsein nach seiner Entstehung nicht sowohl Lebensäußerung eines einzelnen Organs als des gesammten Organismus, so macht sich doch der hervorragende Werth der Großhirnrinde für dasselbe insbesondere auch darin geltend, dass sie gewisse Bewusstseinszustände unabhängig von den äußeren Hülfsmitteln, die bei ihrer ursprünglichen Entstehung wirksam waren, zu erneuern vermag. Insofern nun gerade das entwickelte Bewusstsein, das wir allein aus unserer inneren Beobachtung kennen, durchaus an die Reproduction und Verbindung der Vorstellungen gebunden ist, hat man gewiss das Recht, das große Gehirn und insbesondere dessen Rinde als das Organ zu bezeichnen, dessen Function am unerlässlichsten ist für das Bewusstsein. Wir dürfen aber dabei doch niemals übersehen, dass das Bewusstsein als solches überhaupt keine Function ist, sondern dass wir lediglich gewisse Zustände, die wir in uns antreffen, eben insofern wir sie innerlich wahrnehmen, als bewusste bezeichnen und demgemäß nun auch in einem übertragenen Sinne von diesen Zuständen sagen, dass sie »im Bewusstsein« seien. Es versteht sich von selbst, dass wir uns durch diesen Sprachgebrauch nicht dürfen verführen lassen, das Bewusstsein als etwas anzusehen, was unabhängig von den Zuständen existirte, welche uns bewusst sind, und das neben den physiologischen Vorgängen, die unsere Empfindungen und sonstigen inneren Zustände begleiten, noch eines besonderen physischen Substrates bedürfte. In diesem Sinne können wir darum ebenso wenig von einem »Sitz des Bewusstseins« wie von einem »Sitz der Intelligenz« reden. Gleichwohl bietet die Gehirnphysiologie eine Reihe von Erfahrungen dar, die zwar nicht für das Bewusstsein selbst, aber für gewisse an die höheren Entwicklungsformen desselben gebundene Vorgänge ein physiologisches Substrat zu ergeben scheint, welches einen Theil der Großhirnrinde in Anspruch nimmt.

---

bildung des Bewusstseins hingewiesen worden (Studien über das Bewusstsein. Wien 1879, S. 8 f.). Wenn aber dieser Autor, deshalb weil die Ganglienzellen keine »psychisch isolirten Gebilde« sein könnten, auch für die Nervenfasern eine Betheiligung an der »psychischen Function« verlangt, so ist dagegen zu bemerken, dass physiologische Verbindungen überhaupt nicht erklärlich machen können, wie Vorgänge in räumlich getrennten Gebilden in einem Bewusstsein vereinigt werden. Entfernung ist ein relativer Begriff: zwei benachbarte Atome sind ebenso gut außer einander wie zwei beliebig getrennte Ganglienzellen. Man müsste also schon das Bewusstsein, um die Verbindung seiner Vorstellungen in dieser Weise zu erklären, auf ein Atom concentriren, welchem von allen Seiten die Nervenerregungen zufließen, d. h. man müsste zum Cartesianischen influxus physicus mit der dazu gehörigen punktförmigen Seele zurückkehren. Davon ist natürlich STRICKER selbst weit entfernt. Darum ist aber auch seinem Satz nur mit der Veränderung zuzustimmen, dass die Ganglienzellen keine physiologisch isolirten Gebilde sein können, und in dieser Fassung lässt derselbe die Frage, ob elementare psychische Vorgänge, z. B. einfache Empfindungen, bloß an die gangliösen Processe oder auch an die Nervenerregungen gebunden seien, vollkommen unentschieden.

Eine beim Menschen umfangreiche Region des Gehirns nämlich erscheint in Betreff der Symptome der Bewegung und Empfindung verhältnissmäßig indifferent gegen Verletzungen: es ist dies der ganze nach vorn von der vordern Grenze der motorischen Zone gelegene Abschnitt der Stirnlappen (Fig. 69 S. 165). Pathologische Beobachtungen bezeugen, dass Verletzungen dieser Gegend, die zuweilen selbst mit dem Verlust ansehnlicher Massen von Hirnsubstanz verbunden waren, ohne alle Störungen von Seiten der Bewegungs- und Sinnesorgane verliefen [1]). Ebenso bestimmt lauten aber in mehreren dieser Fälle die Angaben der Beobachter dahin, dass sich bleibende Störungen der geistigen Fähigkeiten und Eigenschaften eingestellt hatten. In einem berühmt gewordenen amerikanischen Fall z. B. war eine spitzige Eisenstange von $1\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser in Folge der Explosion einer Sprengladung unten am linken Unterkieferwinkel eingedrungen und hatte oben nahe dem vorderen Ende der Pfeilnaht wieder den Schädel verlassen. Der Kranke, der noch $12\frac{1}{2}$ Jahre lebte, zeigte keine Störungen der willkürlichen Bewegung und Sinnesempfindung, aber sein Charakter und seine Fähigkeiten waren völlig verändert. »Während er in seinen intellectuellen Aeußerungen ein Kind ist«, heißt es in dem Gutachten seines Arztes, »hat er die thierischen Leidenschaften eines Mannes« [2]). In andern Fällen werden bald die Abnahme des Gedächtnisses, bald die Unfähigkeit die Aufmerksamkeit zu fixiren, bald die gänzliche Willenlosigkeit als charakteristische Symptome hervorgehoben [3]). In Uebereinstimmung hiermit steht die Beobachtung, dass jene pathologischen Rückbildungen des Gehirns, welche die Herabsetzung der Intelligenz und des Willens im paralytischen Blödsinn begleiten, vorzugsweise die Stirnlappen treffen [4]); ebenso die Wahrnehmung, dass im allgemeinen in der Thierreihe die intellectuelle Entwicklung mit der Ausbildung des Vorderhirns gleichen Schritt hält [5]).

Aus diesen Thatsachen zu schließen, dass in der Stirnregion des Gehirns die »Intelligenz« ihren Sitz habe, würde gleichwohl ebenso verfehlt sein, als wenn man in die centromotorische Zone den Willen oder in die dritte Stirnwindung die Function der Sprache verlegte. Alle jene Beobachtungen beweisen nur, dass in der Stirnregion des Gehirns Elemente

---

1) Vgl. die von CHARCOT und PITRES, Revue mensuelle, Nov. 1877, FERRIER, Localisation der Hirnerkrankungen, S. 29, und DE BOYER, Études cliniques, p. 40 und 54 gesammelten Fälle.

2) Vgl. das Referat bei FERRIER a. a. O. S. 33 f.

3) Vgl. DE BOYER p. 45, observ. IV, p. 55, observ. XXVII.

4) MEYNERT, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie 1867, S. 166.

5) Auch beim Menschen sollen bei windungsreichen Gehirnen vorzugsweise die Stirnlappen durch reiche Furchung sich auszeichnen. (H. WAGNER a. a. O.) Doch sind die Unterschiede, die WAGNER z. B. zwischen dem Gehirn von GAUSS und dem eines Handwerkers auffand, wenig erheblich.

gelegen sein müssen, die bei den physiologischen Vorgängen, welche die intellectuellen Functionen begleiten, unerlässliche Zwischenglieder abgeben. Unsere Muthmaßung über die functionelle Natur jener Elemente wird sich aber auch hier immer nur auf relativ elementare Vorgänge in ihnen beziehen können, und sie wird zunächst von ihren Verbindungen mit anderen centralen Elementen ausgehen müssen. In letzterer Hinsicht ist nun beachtenswerth, dass die Stirnregion unter allen Gebieten der Hirnrinde die umfangreichsten Verbindungen mit andern Theilen des Großhirns sowie mit dem kleinen Gehirn zu besitzen scheint, durch welche Verbindungen es ebensowohl mit motorischen, wie mit sensorischen Centralgebieten in directer Beziehung steht, ohne doch selbst zu den centromotorischen oder centrosensorischen Theilen der Rinde zu gehören. Die anatomischen Verhältnisse zusammengehalten mit der allgemeinen Natur der Ausfallserscheinungen, welche der Zerstörung dieses Hirntheils nachfolgen, dürften daher die Annahme nahelegen, dass dasselbe die Bedeutung eines höheren Centrums besitzt, dessen Leistungen mit der einheitlichen Lenkung der einzelnen Sinnes- und Bewegungsfunctionen zusammenhängen. Nun werden wir bei der psychologischen Analyse des Bewusstseins die Apperception als den Vorgang kennen lernen, welcher der Entwicklung der inneren und äußeren Willensthätigkeiten zu Grunde liegt, und als dessen einfachsten Effect wir das Klarwerden eines Eindrucks im Bewusstsein betrachten. Demgemäß dürfte die Hypothese gerechtfertigt sein, dass die Stirnregion der Großhirnrinde insofern die Bedeutung eines Apperceptionsorganes besitze, als die mit den Apperceptionsacten verbundenen physiologischen Vorgänge vorzugsweise an dieses Gebiet gebunden sind. Natürlich wird aber auch diese Function nicht als eine specifische der betreffenden Elementartheile anzusehen, sondern sie wird lediglich auf die eigenthümlichen Verbindungen derselben mit anderen centralen Elementen zurückzuführen sein[1].

Die Unhaltbarkeit der psychologischen und physiologischen Voraussetzungen, auf denen die von den Anhängern der strengen Localisationstheorie versuchte Interpretation der nach Hirnläsionen bei Thieren und Menschen beobachteten Erscheinungen beruht, verräth sich, wie ich glaube, in einer besonders charakteristischen Weise darin, dass man sich genöthigt sah, übereinstimmenden Elementen der Hirnrinde gleichzeitig höchst einfache und sehr verwickelte Functionen zuzuschreiben. So sollen z. B. nach Munk die nämlichen Hirnzellen, welche die Bilder des gelben Flecks der Retina unverändert im Großhirn auffangen, gleichzeitig Erinnerungsbilder für künftigen Gebrauch in sich sammeln. Auf der einen Seite soll sich also die Ganglienzelle functionell mit einem

1) Vgl. hierzu die Erörterungen über die psychologische Natur der Perception und Apperception, Abschn. IV, Cap. XV.

Retinaelement vollständig decken, auf der andern Seite soll sie ein Reservoir für eine unverändert in ihr beharrende Vorstellung sein; dies alles auf Grund von Erscheinungen, die an sich einer mehrdeutigen Interpretation zugänglich sind, und bei deren physiologischer Erklärung man die secundären Störungen, die der Hinwegfall eines Functionscomplexes hervorbringt, ganz außer Betracht lässt. Ebenso ist die von MEYNERT und MUNK aufgestellte Hypothese, dass die Rindencentren nur Empfindungsfähigkeit besitzen, undurchführbar: denn die aus derselben entwickelte Theorie der Entstehung der Willenshandlungen setzt einfach das zu Erklärende voraus. Bewegungen sollen, wie behauptet wird, ursprünglich nur durch Reflexe in den tieferen Hirncentren zu Stande kommen, und durch diese Bewegungen sollen in den Zellen der Rinde Muskelempfindungen entstehen. Indem aber die Rinde mittelst dieser Muskelempfindungen Zuschauer der in den subcorticalen Centren ablaufenden Reflexacte wird, soll sie secundär die nämlichen Bewegungen dann auch mit Bewusstsein auslösen können[1]. Es ist klar, dass diese personificirt gedachte Rinde zu allem dem nur fähig ist, wenn sie neben dem ihr ausdrücklich zugeschriebenen Bewusstsein auch noch das besitzt, was man eben erklären will, nämlich einen Willen und die Fähigkeit mittelst dieses Willens motorische Nerven zu innerviren.

Die thatsächlichen Einwände gegen die angeführten Hypothesen sind schon im vorangegangenen Capitel erörtert worden. Es mag daher an dieser Stelle nur noch näher ausgeführt werden, wie nach der oben im allgemeinen entwickelten Anschauung einer complexen und überall auf dem Zusammenwirken zahlreicher Elemente beruhenden Function der Rindencentren das Verhältniss derselben zu den subcorticalen Gebieten und den peripherischen Organen gedacht werden kann. Dass bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse diese Ausführung zum Theil hypothetisch ist, bedarf übrigens kaum der Bemerkung. Wir wollen als Hauptbeispiele den centralen Sehact, den Mechanismus der Apperception und die physiologischen Grundlagen der Sprachvorstellungen erörtern.

Die Theorie des centralen Sehactes kann sich zunächst auf drei ziemlich feststehende Thatsachen stützen: erstens auf die in den Vierhügeln stattfindende reflexartige Verbindung der Opticusfasern mit den Centren für die Augenbewegungen sowie mit den motorischen Apparaten der Accommodation und Adaptation, zweitens auf die Gebundenheit der Vollziehung geordneter Wahrnehmungen an bestimmte Regionen der Großhirnrinde, und drittens auf den wahrscheinlichen Einfluss des Kleinhirns auf die Regulation der durch Gesichtseindrücke angeregten Augen- und Körperbewegungen. In der Netzhaut, die nach ihrer Structur zwischen einem peripherischen Sinnesorgan und einem Centralorgan die Mitte hält, setzen sich die Aethervibrationen wahrscheinlich in photochemische Vorgänge um. Diese Vorgänge sind mindestens zur ersten Entstehung von Lichtempfindungen unerlässlich, da, wie die Beobachtung Blindgeborener lehrt, das Gehirn, ohne dass zuvor die Netzhaut in Function war, keine Lichtempfindungen vermitteln kann; doch können die einmal entstandenen Sehfunctionen nach der Entfernung des Sinnesorgans fortdauern, da noch der Erblindete mit atrophischen Sehnerven sich farbenreicher Träume

1) MEYNERT, Psychiatrie, S. 145. Uebrigens hält auch MEYNERT die MUNK'sche Vermengung der Projection der macula lutea mit der Zone der Seelenblindheit für »unbegreiflich«; nur den über die Seelentaubheit gemachten Annahmen stimmt er zu.

erfreut. Hiernach werden wir annehmen dürfen, dass zur ersten Entstehung der Lichtempfindung der Zusammenhang der Netzhaut mit den centralen Apparaten erforderlich ist, dass aber die in den letzteren erzeugten Signale einigermaßen die Existenz der Netzhaut ersetzen können, wenn auch nur in beschränktem Grade, da bekanntlich Erinnerungsbilder blasser und vergänglicher sind als Empfindungen, die unmittelbar von äußeren Eindrücken kommen. In der grauen Substanz der Vierhügel gehen die Opticusfasern mit den motorischen Nervenfasern des Auges eine erste Verbindung ein. Während die Accommodationsnerven, die einerseits mit Sehnerven-, anderseits mit Augenmuskelnervenfasern (wie der Zusammenhang zwischen Accommodation und Convergenz lehrt) verknüpft sind, hier vielleicht schon ihre definitive Endigung finden, treten die Fortsetzungen der Seh- und Bewegungsnerven des Auges weiter nach oben: ein Theil mag direct durch die Hirnstiele in die Großhirnhemisphären übertreten, ein anderer den Umweg über das kleine Gehirn nehmen. Die Fortsetzungen der Opticusfasern, die nach unserer Hypothese direct in die Großhirnhemisphären ausstrahlen, werden hier wohl in den Nervenzellen der Occipitalrinde ihr definitives Ende finden und zugleich irgendwie mit den motorischen Endigungen in Zusammenhang treten. Außerdem verbinden centrale Fasern verschiedene am Sehact betheiligte Rindengebiete mit einander: so insbesondere das unten noch näher zu betrachtende Apperceptions- mit dem Sehcentrum. Endlich werden möglicherweise die untergeordneten Reflexcentren des Sehactes noch einmal selbständig in der Großhirnrinde vertreten sein, so dass Signale sowohl von den im peripherischen Sinnesorgan wie von den in den niedrigeren Sehcentren stattfindenden Vorgängen zum Großhirn gelangen. Diese Annahmen machen es begreiflich, dass zwar jeder Eingriff in eines der die Sehfunction vermittelnden Nervengebiete den Sehact stören muss, dass aber diese Störung doch im allgemeinen um so weniger intensiv ausfällt, je höhere Centralgebilde von dem Eingriff getroffen werden. Wird der Zusammenhang des Klein- oder Großhirns nur stellenweise getrennt, so wird die Erregung, wie im Rückenmark, andere Bahnen einschlagen, es werden andere Verknüpfungen zwischen den peripherischen Vorgängen und centralen Signalen sich bilden müssen; aber wenn erst die neuen Verbindungen eingeübt sind, so werden die Functionen, falls nur der Eingriff nicht zu umfangreich war, wieder ungestört von statten gehen. Anders müssen sich freilich die Erscheinungen gestalten, wenn größere Massen jener centralen Gebilde, in denen eine bestimmte Nervenbahn endigt, verloren gehen. Hier wird entweder Aufhebung oder äußerste Beschränkung der Function die Folge sein[1]).

Unsere Annahmen über das nach der oben ausgesprochenen Vermuthung in der Rinde des Stirnlappens localisirte Organ der Apperception werden, wenn wir ähnliche Gesichtspunkte auf dasselbe anwenden, hauptsächlich von zwei Thatsachen auszugehen haben: erstens von der Abhängigkeit jedes einzelnen Apperceptionsactes von theils unmittelbar, theils vor längerer Zeit stattgehabten sensorischen Erregungen; und zweitens von den Wirkungen, welche die Apperception hervorbringt, und welche physiologisch betrachtet wieder sensorischer und motorischer Art sind. Hiernach setzen wir voraus,

---

1) Diese Theorie des centralen Sehactes ist mit ganz geringen Aenderungen einer von mir schon im Jahre 1868 in der 2ten Aufl. meines Lehrbuchs der Physiologie (S. 672, 4te Aufl. S. 789) gegebenen Ausführung entnommen.

dass das Centralgebiet der Apperception mit einem doppelten System von Leitungsbahnen in Verbindung stehe, einem centripetalen (*ss'*, *hh'* Fig. 71), das ihm die Sinneserregungen aus den primären Sinnescentren zuleitet, und einem centrifugalen (*la*, *gf* u. s. w.), das umgekehrt untergeordneten Centren die von *AC* ausgehenden Impulse zuführt. Je nachdem solche Impulse an Sinnes- oder Muskelcentren übertragen werden, erfolgt entweder die Apperception von Empfindungen oder die Ausführung willkürlicher Bewegungen. In der Regel geschieht aber beides zugleich: wir appercipiren eine Vorstellung und vollziehen eine ihr entsprechende äußere Muskelbewegung. Auch wo die letztere unterbleibt, da gerathen darum meist einzelne Muskelgruppen in eine schwache Miterregung. Es ist augenfällig, dass die hier vorausgesetzte Uebertragung eine gewisse Analogie mit dem Reflexvorgang darbietet. Dennoch entfernt sich die Art, wie die Apperception nach den jeweils einwirkenden Sinneserregungen sich richtet, weit von dem Schema des Reflexmechanismus. Während wir nämlich bei diesem die Bewegung in zwingender Weise durch äußere Sinneseindrücke verursacht finden, lässt sich bei der Apperception und bei der Willensbewegung nur von einem regulirenden Einfluss der stattfindenden Erregungen reden, womit eben angedeutet wird, dass zahlreiche, unserer näheren Nachweisung entgehende Zwischenglieder auf das Endresultat den entscheidenden Einfluss ausüben. Die Natur dieser Zwischenglieder ist uns physiologisch vollkommen unbekannt. Wir können hier nur aus der psychologischen Erfahrung schließen, dass in Folge der generellen wie der individuellen Entwicklung in jedem Gehirn bestimmte Dispositionen entstehen, durch welche die den Acten der inneren Apperception und der äußeren Willenshandlung parallel gehenden Erregungsvorgänge bestimmt werden. Wenn man die Apperceptions- und Willensacte auf ein besonderes physiologisches Substrat bezieht, so kann dies also nur in dem Sinne geschehen, dass das betreffende Centralgebiet in Verbindungen mit den übrigen Centraltheilen gedacht wird, vermöge deren die in ihm ausgelösten Erregungen von jenen Dispositionen abhängen.

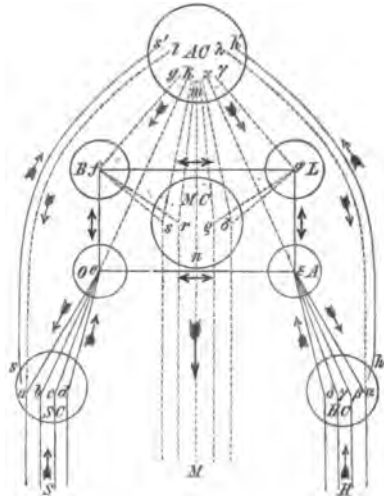


Fig. 71. Schema der Verbindungen des Apperceptionsorgans. *SC* Sehcentrum. *HC* Hörcentrum. *S* centrale Sehnervenfasern. *H* ebensolche Hörnervenfasern. *A* sensorisches, *L* motorisches Sprachcentrum. *O* sensorisches, *B* motorisches Schriftcentrum. *MC* motorisches Centrum. *M* motorische Centralfasern. *AC* Apperceptionscentrum. *ss'*, *hh'* centripetale Bahnen zu dem letzteren, *la*, *gf* u. s. w. centrifugale Verbindungen desselben.

Hiernach nehmen wir an, dass die von dem Apperceptionsorgan ausgehenden centrifugalen Leitungsbahnen zwei Richtungen, eine centrifugal-sensorische und eine centrifugal-motorische, einschlagen, und dass sie in beiden ebensowohl unmittelbar wie mittelbar, nämlich durch intermediäre Centren, welche für gewisse complexe Functionen Knotenpunkte der Leitung darstellen, mit den

Sinnescentren (*SC*, *HC*) und den motorischen Centren (*MC*) verbunden sind. Diese intermediäre Rolle werden wir z. B. innerhalb der centrifugal-sensorischen Bahn dem optischen und akustischen Wortcentrum (*O* und *A*), innerhalb der motorischen dem Centrum des Schreibens und der Wortarticulation (*B* und *L*) zuweisen müssen. Dabei betrachten wir jedoch die letztgenannten Centren nicht als selbständige Erzeuger der ihnen gewöhnlich zugeschriebenen Functionen, sondern in dem schon früher angedeuteten Sinne als nothwendige Zwischenglieder in dem Mechanismus der sprachlichen Apperceptionen. Die physiologische Bedeutung derselben wird man sich etwa veranschaulichen können, indem man sich denkt, dass, sobald verschiedene dem Gebiet der Sprache zugehörige Empfindungen in den eigentlichen Sinnescentren *SC*, *HC* entstehen, die entsprechenden Erregungen in den sensorischen Zwischencentren *O* und *A* zu einem einheitlichen Erregungsvorgang verbunden werden, worauf dann die appercipirende Erregung sowohl diesen wie die in den Centren *SC* und *HC* stattfindenden primären Erregungen verstärken kann. Den Vorgängen in *O* und *A* würde somit die Bedeutung von Signalen zugeschrieben werden können, insofern diese intermediären Centren der functionellen Zusammenfassung der associativ verbundenen Laut- und Schriftbilder entsprechen. Natürlich sind diese Signale wiederum nicht als Spuren anzusehen, die an gewissen Zellen unveränderlich festhaften, sondern als vergängliche Processe, so gut wie die Reizungsvorgänge in den peripherischen Sinnesorganen, welche aber, wie alle Vorgänge in der centralen Nervensubstanz, eine Disposition zu ihrer Wiedererneuerung zurücklassen. Eine ähnliche Function wird den motorischen Zwischencentren *B* und *L* beizulegen sein, in welchen entweder ein Apperceptionsact (auf den Wegen *gfrs*, γφρσ) Bewegungen erzeugt, die den von *SC* und *HC* (durch *ss'*, *hh'*) oder von *O* und *A* (durch *ek*, εχ) zugeleiteten Erregungen entsprechen, oder in denen eine unmittelbare Einwirkung der Schrift- und Wortsignale (auf den Wegen *ef*, εφ) ohne Betheiligung des Apperceptionsorgans, also unwillkürlich die entsprechenden motorischen Erregungen auslöst. Diese werden dann in allen Fällen (auf den Wegen *frs*, φρσ) den allgemeinen motorischen Centren *MC* zugeleitet, um von ihnen aus erst in die weitere Nervenleitung zu den Muskeln überzugehen[1]).

In dem hypothetischen Schema der Fig. 71, welches die hier geltend gemachten Anschauungen hauptsächlich in ihrer Anwendung auf die bei der Sprache wirksamen Centren versinnlichen soll, sind die nach *AC* führenden Bahnen sowie alle Verbindungsbahnen zwischen untergeordneten Centren durch ausgezogene, die centrifugal aus *AC* führenden Bahnen durch unterbrochene Linien dargestellt; außerdem ist die Richtung der Leitung durch Pfeile angedeutet. Nehmen wir nun an, es wirkten, zugeführt in dem Sehnerven *S*, eine Reihe von Eindrücken auf das Sehcentrum *SC*, so sind folgende Hauptfälle möglich: 1) Die Eindrücke werden nicht weiter geleitet: dann bleiben die Empfindungen im Zustande der bloßen Perception oder undeutlichen Wahrnehmung. 2) Einem einzelnen Eindruck *a*, welcher durch die auf den Wegen *ss' hh'* dem Appercep-

1) Wenn Charlton Bastian (Brain, Vol. XV, 1892, p. 16) in diesen Annahmen über das Apperceptionsorgan etwas vom Sinne der alten Phrenologie findet, so brauche ich dem aufmerksamen Leser wohl nicht erst zu sagen, dass sich die Kenntniss, die dieser ausgezeichnete Neurologe von den obigen Erörterungen gewonnen hat, schwerlich auf mehr als auf das Wort »Apperceptionsorgan« erstrecken kann.

tionsorgan zufließenden Erregungen begünstigt ist, kommt auf dem Wege *la* eine apperceptive Erregung entgegen: es findet Perception von *bcd* und Apperception von *a* statt. 3) Ein zusammengesetzter Eindruck *ad* wird durch die von *AC* ausgehende appercipirende Erregung gehoben: Apperception der zusammengesetzten Vorstellung *ad*. 4) Neben der unmittelbaren Apperception des complexen Eindruckes *ad* findet eine Leitung über *O* nach dem Centrum *A* statt, wo ein Signal ausgelöst wird, welches auf dem Wege $\varepsilon\alpha\delta$ in dem Hörcentrum *HC* die dem Gesichtsbild *ad* entsprechende Wortvorstellung $\alpha\delta$ hervorbringt. Gleichzeitig können auf Wegen $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$ Signal und Laut appercipirt werden. 5) Mit den unter voriger Nummer besprochenen Vorgängen verbindet sich: a) eine Leitung des Wortsignals von *A* über *L* nach *MC* (durch $\varepsilon\varphi$ und $\varphi\rho\sigma$): unwillkürliches Aussprechen des eine appercipirte Vorstellung bezeichnenden Wortes; b) eine Leitung von *AC* über *L* nach *MC* (durch $\gamma\varphi$ und $\varphi\rho\sigma$): absichtliches Aussprechen des betreffenden Wortes; c) eine Leitung von *HC* über *A* nach *O* und von hier aus wieder nach *SC* zu irgend welchen andern (in der Figur nicht dargestellten) Elementen *a'd'*: unwillkürliche Association der Wortvorstellung mit dem Schriftbild. 6) Ist der ursprüngliche Eindruck *ad* das Schriftbild eines Wortes, so kann folgendes stattfinden: a) ebenfalls wieder unmittelbare Apperception auf dem Wege *la*: Apperception eines unverstandenen Wortbildes; b) Leitung von *SC* nach *O* und Apperception auf den Wegen *la* und *ke*: Apperception eines Wortes von bekannter Bedeutung; c) Leitung von *SC* nach *O* und von *O* über *A* nach *HC* nebst vierfacher Apperception auf den Wegen *la*, *ke*, $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$: Apperception eines optischen und des zugehörigen akustischen Wortbildes (der gewöhnliche Vorgang beim Lesen); u. s. w. Wir können es unterlassen die übrigen Fälle, die sich von selbst aus dem Schema ergeben, aufzuzählen. Doch mag bemerkt werden, dass jede der Leitungscombinationen, die nach dem Schema möglich sind, auch in der psychologischen Erfahrung vorkommen kann. Findet z. B. Leitung von *SC* über *O* und *A* nach *HC* und bloß Apperception auf dem Wege $\lambda\alpha$ statt, so repräsentirt dies den Fall, der beim gedankenlosen Lesen verwirklicht ist: wir appercipiren unmittelbar die den Schriftbildern entsprechenden Worte, aber wir appercipiren dieselben bloß als Lautvorstellungen. Auch die verschiedenen Erscheinungen, die bei dem aphasischen Symptomencomplex vorkommen, lassen sich leicht veranschaulichen. Die Zerstörung des Centrums *L* oder der die Verbindungen desselben herstellenden Leitungen wird die gewöhnliche ataktische Aphasie hervorbringen, deren nähere Beschaffenheit sich wieder nach der speciellen Localisation der Störung richtet. Ist die Verbindung $\varphi\rho\sigma$ unterbrochen, so wird die Hervorbringung der Worte überhaupt unmöglich sein. Fehlt die Leitung $\gamma\varphi$, so ist zwar die willkürliche Wortbildung aufgehoben, aber unwillkürlich oder durch mechanisches Nachsprechen können noch Worte hervorgebracht werden: hierher werden z. B. auch diejenigen Fälle gehören, in denen bei sonst completer Aphasie die Interjectionen erhalten geblieben sind. Ist die Leitung *AL* unterbrochen, so wird umgekehrt der unwillkürliche Mechanismus der Sprache aufgehoben sein, durch Willensanstrengung werden aber noch Worte gebildet werden können. Aehnlich lassen sich, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, die correspondirenden Formen der ataktischen Agraphie aus den verschiedenen Unterbrechungen in den Verbindungen des Centrums *B* ableiten. Werden die Centren *A* und *O* in ihrer Function gestört, so werden dagegen die verschiedenen Formen sensorischer Sprachstörungen sowie der sogenannten

amnestischen Aphasie und Agraphie in die Erscheinung treten, durch Störungen in *A* die Worttaubheit, in *O* die Wortblindheit. Ist die Verbindung zwischen *H C* und *A*, zwischen *S C* und *O* unterbrochen, so können im ersten Fall die gehörten, im zweiten Fall die geschriebenen Worte nicht mehr verstanden werden. Möglicherweise kann dabei noch, falls die Verbindung *ee* persistirt, eine Umsetzung der geschriebenen Worte in Laute oder dieser in Schriftbilder stattfinden. In solchen Fällen wird z. B., wenn das Centrum *A* oder die Leitung *HCA* betroffen ist, der Kranke vorgesprochene Worte nicht oder (bei unvollständiger Unterbrechung) nur mühsam verstehen, während er ohne Schwierigkeit laut zu lesen im Stande ist[1]. Wo die Function der Centren *A* und *O* bloß gehemmt ist oder einzelne der zugehörigen Leitungen bloß erschwert sind, da werden nun jene Erscheinungen hervortreten, die als Gedächtnissschwäche entweder für Wort- und Schriftbilder überhaupt oder für bestimmte Wortkategorien erscheinen. Hierbei kommt die Schwäche der physiologischen Erregung, welche die Erinnerungsbilder begleitet, wesentlich in Betracht. Dadurch wird es geschehen können, dass diese Erregung in einem bestimmten Gebiet, dessen Function gehemmt ist, stets unterhalb der Reizschwelle liegt, während eine Leitung für äußere Sinneserregungen noch möglich ist. Denken wir uns z. B. einen derartigen Zustand im Functionsgebiet des Centrums *A*, so werden gehörte Worte aufgefasst und verstanden, auch wohl unmittelbar nachdem sie gehört sind reproducirt, wogegen eine Erneuerung weiter zurückliegender Erinnerungsbilder von Worten nicht mehr möglich ist. Gerade solche Fälle sind es aber offenbar, in denen die allgemeinen Gesetze der Uebung ihre Anwendung finden. Am leichtesten schwinden die selteneren Bestandtheile des Wortschatzes; am sichersten haften gewisse früh eingeprägte Wortbilder. Auch Fälle von erneuter Einübung nach fast völligem Schwund der Spracherinnerung verzeichnet die pathologische Beobachtung. Ebenso fällt unter den nämlichen Gesichtspunkt das Vergessen bestimmter Wortclassen. Abgesehen von dem Festhaften der Interjectionen, für welches wir oben schon eine physiologische Erklärung gegeben, können wir die hierher gehörigen Erscheinungen unter die Regel bringen, dass diejenigen Worte am leichtesten dem Gedächtnisse entschwinden, die im Bewusstsein stets mit concreten sinnlichen Vorstellungen verbunden sind. Am häufigsten werden darum die Eigennamen vergessen, insofern wir von den Trägern derselben ein deutliches Bild im Gedächtniss besitzen, hinter welchem leicht das begleitende Wort in den Hintergrund des Bewusstseins zurücktritt. Nach ihnen kommen die concreten Gegenstandsbegriffe, da Objecte wie Stuhl, Tisch, Haus u. dergl. in der Regel in deutlichen Gesichtsbildern von uns vorgestellt werden. Dagegen haften die Worte für abstractere Begriffe, wie Tugend, Gerechtigkeit u. s. w., fester in unserm Gedächtnisse, weil hier das bezeichnende Wort, eventuell begleitet von dem entsprechenden Schriftbild, allein den Begriff im Bewusstsein vertreten muss. Aehnlich erklärt sich das festere Haften der Verba und Partikeln. Schon das Verbum hat, insofern es meist eine Thätigkeit bezeichnet, die von verschiedenen Subjecten ausgehen und unter verschiedenen Bedingungen stattfinden kann, einen allgemeineren Charakter als das Substantivum. In diesem Sinne ist schneiden abstracter als Messer, leuchten als Licht, gehen als Weg, und es führen so jene befremdlichen Fälle, wo ein Patient genöthigt ist alle Substantiva

---

1) Vgl. einen derartigen Fall bei KUSSMAUL, Störungen der Sprache, S. 172.

verbal zu umschreiben, die Schere als das, womit man schneidet, das Fenster als das, wodurch man sieht[1]), auf die nämliche allgemeine Regel zurück. Diese letztere ist aber offenbar nur ein Specialfall des psychologischen Gesetzes, nach welchem die Apperceptionsthätigkeit in einem gegebenen Moment in der Regel einer Vorstellung vorzugsweise sich zuwendet und diese Vorstellung um so intensiver erfasst, je weniger sie gleichzeitig auf andere Vorstellungen abgelenkt ist[2]). Dem entsprechend werden sich auch die begleitenden physiologischen Erregungen verhalten. Bei der Vorstellung eines bekannten Menschen wird die appercipirende Erregung vorzugsweise den Weg *la* (Fig. 71) einschlagen, und die Erregungen auf den Wegen $\varkappa\varepsilon$ und $\lambda\alpha$ (der Klang seines Namens) werden nur schwach jene vorherrschende Apperception begleiten; bei der Vorstellung eines abstracten Begriffs dagegen werden vorzugsweise diese letzteren Erregungen vorhanden sein. Hiervon ist nun aber nothwendig die Einübung der Centren abhängig, an welche die Reproduction gebunden ist. Entsteht daher im Gebiet der Sprachcentren eine Störung, durch die alle schwächeren Erregungen gehemmt werden, so kann es eintreten, dass jene Signale, für welche das Centrum *A* weniger eingeübt ist, unter der Schwelle bleiben, während die besser eingeübten noch appercipirt werden und daher die zugehörigen Sinneserregungen in *HC* zur Apperception gelangen lassen, so dass deutliche Wortvorstellungen sich ausbilden.

7. Allgemeine Gesetze der centralen Functionen.

Suchen wir uns schließlich die leitenden Principien zu vergegenwärtigen, zu denen die obige Zergliederung der centralen Functionen geführt hat, so lassen sich dieselben in die folgenden fünf allgemeinen Sätze zusammenfassen:

1) Das Princip der Verbindung der Elementartheile: Jedes Nervenelement ist mit andern Nervenelementen verbunden und wird erst in dieser Verbindung zu physiologischen Functionen befähigt. Insbesondere sind alle unserer Beobachtung zugänglichen centralen Functionen Vorgänge von complexer Beschaffenheit, die an zahlreiche centrale Elemente und in der Regel sogar an das Zusammenwirken von Centren verschiedener Ordnung gebunden sind.

2) Das Princip der Indifferenz der Function: Kein Element vollbringt specifische Leistungen, sondern die Form seiner Function ist von seinen Verbindungen und Beziehungen abhängig.

3) Das Princip der stellvertretenden Function: Für Elemente, deren Function gehemmt oder aufgehoben ist, können andere die Stellvertretung übernehmen, sofern sich dieselben in den geeigneten Verbindungen befinden.

---

1) KUSSMAUL a. a. O. S. 153.
2) Vgl. Abschnitt IV, Cap. XV.

4) Das Princip der localisirten Function: Jeder bestimmten Function entspricht unter gegebenen Bedingungen der Leitung eine bestimmte Region im Centralorgan oder, sofern die Function eine zusammengesetzte ist, ein bestimmter Complex von Regionen, von denen sie ausgeht, d. h. deren Elemente in den zur Ausführung der Function geeigneten Verbindungen stehen.

5) Das Princip der Uebung: Jedes Element wird um so geeigneter zu einer bestimmten Function, je häufiger es durch äußere Bedingungen zu derselben veranlasst worden ist.

Der dritte dieser Sätze hängt mit dem zweiten unmittelbar zusammen, da die Stellvertretung offenbar erst möglich wird durch die Indifferenz der Function. Der vierte wird durch den dritten insofern limitirt, als eine Function, sobald Stellvertretungen stattfinden, auch nicht mehr an denselben Ort gebunden bleibt. Diese Beschränkung ist dadurch angedeutet, dass eine bestimmte Localisation nur unter gegebenen Bedingungen der Leitung vorausgesetzt wird. In der That sind überall, wo eine Stellvertretung stattfindet, Einflüsse wirksam, durch welche die Bedingungen der Leitung verändert werden. Das fünfte Princip endlich ist sowohl bei der Localisation der Functionen wie in allen Fällen von Stellvertretung wirksam, und insbesondere erklärt dasselbe die Thatsache, dass die Stellvertretung stets nur allmählich eintritt.

Im weitesten Umfange kommen die angegebenen Principien bei den Großhirnhemisphären zur Geltung, indem hier die vielseitigsten Verbindungen und also auch Vertretungen stattfinden; doch sind sie in ihrer allgemeinen Fassung für alle Centralorgane gültig, da insbesondere zahlreiche Erscheinungen, die wir schon bei der Untersuchung der Leitungsgesetze und der Functionen des Rückenmarks kennen lernten, auf sie hinweisen.

Die Ansichten über die physiologische Function der Centraltheile gingen ursprünglich von der anatomischen Zergliederung aus. Man suchte nach einer Bedeutung der einzelnen Hirntheile, und da die Beobachtung hierfür keine Anhaltspunkte bot, so half die Phantasie aus. Die Seelenvermögen, Perception, Gedächtniss, Einbildungskraft u. s. w., wurden willkürlich und von den verschiedenen Autoren natürlich in sehr verschiedener Weise localisirt[1]. Es ist hauptsächlich Haller's Verdienst, einer naturgemäßeren Auffassung, welche sich an die physiologische Beobachtung anschloss, die Bahn gebrochen zu haben, eine Reform, die mit seiner Irritabilitätslehre nahe zusammenhängt. Die wesentliche Bedeutung der letzteren bestand darin, dass sie die Fähigkeiten der Empfindung und Bewegung auf verschiedenartige Gewebe, jene auf die Nerven,

1) Vgl. die Aufzählung bei Haller, Elementa physiologiae. Lausanne 1762, IV, p. 397.

diese auf die Muskeln und andere contractile Elemente zurückführte[1]. Als die Quelle dieser Fähigkeiten betrachtete HALLER das Gehirn. Mit der Seele und den psychischen Functionen stehe dieses nur insofern in Beziehung, als es das sensorium commune oder der Ort sei, wo alle Sinnesthätigkeiten ausgeübt werden, und von dem alle Muskelbewegungen entspringen. Dieses sensorium erstrecke sich über die ganze Markmasse des großen und kleinen Gehirns[2]. Es sei zwar zweifellos, dass jeder Nerv von einem bestimmten Centraltheil seine physiologischen Eigenschaften empfange, dass also, wie auch die pathologische Beobachtung bezeuge, das Sehen, Hören, Schmecken u. s. w. irgendwo im Gehirn seinen Sitz habe, doch scheint es ihm nach den Ursprungsverhältnissen der Nerven, dass dieser Sitz nicht bestimmt begrenzt, sondern im allgemeinen über einen größeren Theil des Gehirns ausgedehnt sei[3]. Den Commissurenfasern schreibt HALLER die Bedeutung zu, dass sie die stellvertretende Function gesunder für kranke Theile vermitteln, und die Unerregbarkeit des Hirnmarks leitet er davon ab, dass die Nervenfasern in dem Maße ihre Empfindlichkeit verlieren, als sie im Hirnmark in zahlreiche Zweige sich spalten[4].

Der so gewonnene Standpunkt blieb der Physiologie unverloren. Aber die Bestrebungen nach einer physiologischen Localisirung der Geistesvermögen kehrten trotzdem fortwährend wieder, und wie früher gingen sie in der Regel von den Anatomen aus. Zu einem wirklichen System von dauerndem Einflusse wurde diese Lehre durch GALL erhoben, dessen Verdienste um die Erforschung des Gehirnbaues unbestreitbar sind[5]. Die durch GALL begründete Phrenologie[6] legt die Vorstellung zu Grunde, dass das Gehirn aus inneren Organen bestehe, welche den äußeren Sinnesorganen analog seien. Wie diese die Auffassung der Außenwelt, so sollten jene gleichsam die Auffassung des inneren Menschen vermitteln. Die einzelnen im Gehirn localisirten Fähigkeiten werden daher auch geradezu innere Sinne genannt. GALL hat derselben 27 unterschieden[7], bei deren Bezeichnung er übrigens nach Bedürfniss die Ausdrücke Sinn, Instinct, Talent und sogar Gedächtniss gebraucht. So unterscheidet er Ortssinn, Sprachsinn, Farbensinn, Instinct der Fortpflanzung, der Selbstvertheidigung, poetisches Talent, esprit caustique, métaphysique, Sachgedächtniss, Wortgedächtniss u. s. w. Die gewöhnlich angenommenen Seelenvermögen, Verstand, Vernunft, Wille u. s. w., haben unter den phrenologischen Begriffen keine Stelle. Diese Grundkräfte der Seele sind nach GALL's Ansicht nicht localisirt, sondern sie sind gleichmäßig bei der Function aller Gehirnorgane, ja selbst der äußeren Sinnes-

1) Siehe die historische Kritik der Irritabilitätslehre in meiner Lehre von der Muskelbewegung. Braunschweig 1858, S. 155.

2) Elem. physiol. IV, p. 395.

3) Ebend. p. 397.

4) »Hypothesin esse video et fateor« fügt er vorsichtig hinzu. (Ebend. p. 399.)

5) GALL et SPURZHEIM, Anatomie et physiologie du système nerveux, Vol. I. Paris 1810. Vgl. ferner: Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems, von denselben. Dem französ. Institut überreichtes Mémoire nebst dem Bericht der Commissäre. Paris und Straßburg 1809. Die beiden Hauptverdienste GALL's um die Gehirnanatomie bestehen darin, dass er die Zergliederung des Gehirns von unten nach oben einführte, und dass er die durchgängige Faserung des Hirnmarkes nachwies.

6) Das GALL'sche System ist ausführlich dargestellt in Bd. II—IV des oben citirten Werkes.

7) SPURZHEIM hat sie auf 35 vermehrt. Vgl. COMBE, System der Phrenologie, deutsch von HIRSCHFELD. Braunschweig 1833, S. 101 f.

organe wirksam. Jedes dieser Organe ist nach ihm eine »individuelle Intelligenz«[1]). Für die Analogie der Gehirnorgane mit den Sinnesorganen entnimmt Gall ein Argument aus seinen anatomischen Untersuchungen. Wie jeder Sinnesnerv ein Bündel von Nervenfasern, so sei das ganze Gehirn eine Vereinigung von Nervenbündeln[2]).

Bei der empirischen Begründung dieser Lehren wurde von Gall und seinen Nachfolgern dem Gehirn der Schädel substituirt; über die Ausbildung der einzelnen Organe sollte die Schädelform Auskunft geben. Daher das Bestreben, jene möglichst an die Oberfläche des Gehirns zu verlegen. Schon hierin tritt eine Tendenz, die Beobachtungen vorgefassten Meinungen anzubequemen, zu Tage, welche sich in allen Einzeluntersuchungen wiederholt und die angeblichen Resultate derselben völlig werthlos macht. Aber hiervon abgesehen bildeten die wahrhaft ungeheuerlichen psychologischen und physiologischen Grundvorstellungen der phrenologischen Lehren einen bedenklichen Rückschritt gegenüber dem weit geklärteren Standpunkt, den Haller eingenommen. Während dieser das richtige Princip bereits ahnt, dass in den Centralorganen die peripherischen Organe des Körpers in irgend einer Weise vertreten und mit einander verbunden sein müssen, machen die Phrenologen das Gehirn zu einem für sich bestehenden Complex von Organen, für welche sie specifische Energien der verwickeltsten Art voraussetzen. Alle Fehler der psychologischen Vermögenstheorie verschwinden gegen diese gedankenlose Aufzählung der complicirtesten Fähigkeiten, deren jede einer einzelnen Nervenfaser oder einem bestimmten Faserbündel zugeschrieben wird[3]).

Von jetzt ab gingen auf lange Zeit die anatomische und die physiologische Untersuchung gesonderte Wege. Die deutschen Anatomen kehrten im allgemeinen zu den Vorstellungen Haller's zurück, waren aber gleichzeitig beeinflusst von der Schelling'schen Naturphilosophie: so namentlich Carus[4]) und der um die Morphologie des Gehirns hochverdiente Burdach[5]). Die Physiologie der Centraltheile wurde um dieselbe Zeit von den französischen Experimentatoren, besonders von Magendie und Flourens, neu begründet. In den Vorstellungen, welche diese Forscher über die Bedeutung der Centralorgane entwickelten, lässt sich eine Reaction gegen die phrenologischen Ansichten nicht verkennen. Bei Magendie machte sich dieselbe zunächst darin geltend, dass er seine Erklärungen strenge den beobachteten Thatsachen anpasste[6]). Flourens verband mit derselben Treue der Beobachtung klarere physiologische Begriffe. Seine Untersuchungen erstreckten sich hauptsächlich auf das verlängerte Mark, die Vierhügel, das kleine und große Gehirn. Das erstere bestimmte er als das Centrum der

---

1) Vol. IV, p. 341.
2) Vol. I, p. 271. Vol. II, p. 372.
3) Eine Kritik der phrenologischen Lehren vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus lieferte Leuret (Anatomie comparée du système nerveux, tome I); eine solche auf Grund physiologischer Versuche Flourens (Examen de la phrénologie. Paris 1842).
4) C. G. Carus, Versuch einer Darstellung des Nervensystems und insbesondere des Gehirns. Leipzig 1814. Später hat sich dieser Autor einer gemäßigtern phrenologischen Anschauung zugewandt und dieselbe in mehreren Werken vertreten. (Grundzüge einer neuen Cranioskopie. Stuttgart 1841. Neuer Atlas der Cranioskopie, 2. Aufl. Leipzig 1864. Symbolik der menschl. Gestalt, 2. Aufl., S. 121.)
5) Burdach, Vom Bau und Leben des Gehirns, III. Leipzig. 1826.
6) Magendie, Leçons sur les fonctions du système nerveux. Paris 1839.

Herz- und Athembewegungen, die Vierhügel als Centralorgane für den Gesichtssinn, das Cerebellum als den Coordinator der willkürlichen Bewegungen, die Großhirnlappen als den Sitz der Intelligenz und des Willens [1]. Aber diese Theile verhielten sich, wie er fand, zu den von ihnen abhängigen Functionen verschieden. Die centralen Eigenschaften des verlängerten Marks sieht er auf einen kleinen Raum, seinen noeud vital, beschränkt, dessen Zerstörung augenblicklich das Leben vernichte. Die höheren Centraltheile dagegen treten mit ihrer ganzen Masse gleichmäßig für die ihnen zugewiesene Function ein. Dies schließt er daraus, dass die Störungen, die durch theilweise Abtragung der Großhirnlappen, des Kleinhirns oder der Vierhügel verursacht werden, im Laufe der Zeit sich ausgleichen. Der kleinste Theil dieser Organe soll demnach für das Ganze functioniren können. Hierdurch trat die Lehre FLOURENS' in scharfen Gegensatz zu den phrenologischen Vorstellungen, zugleich aber entsprach sie ziemlich getreu der Beobachtung. So kam es, dass sie bis in die neueste Zeit in der Physiologie die herrschende Anschauung blieb. Aber augenscheinlich kehren hier in psychologischer Beziehung ähnliche Schwierigkeiten wieder, wie sie sich der Organenlehre der Phrenologen entgegensetzten. Intelligenz und Wille sind complexe Fähigkeiten. Dass dieselben in jedem kleinsten Theil der Großhirnlappen ihren Sitz haben sollen, ist im Grunde ebenso schwer begreiflich, als dass Sprachgedächtniss, Ortssinn u. s. w. irgendwo localisirt seien. Zudem bleibt es dunkel, welche Bedeutung den einzelnen Theilen, die die anatomische Zergliederung der Hirnhemisphären unterscheiden lässt, zukommen soll, wenn diese sich in functioneller Beziehung etwa ebenso gleichartig verhalten wie die Leber. Ohne Zweifel hierdurch veranlasst, kehrten die Anatomen, wo sie sich auf Speculationen über die Bedeutung der Gehirntheile einließen, meistens zu der Vorstellung einer Localisation der geistigen Fähigkeiten zurück [2]. So kam es denn auch, dass die durch FLOURENS in die Wissenschaft eingeführten Ansichten hauptsächlich in Folge einer innigeren Verbindung der anatomischen und der physiologischen Beobachtung allmählich wankend wurden. Von entscheidendem Gewichte waren hierbei einerseits die Untersuchungen über die Elementarstructur der Centralorgane, anderseits die aus physiologischen und pathologischen Beobachtungen gewonnenen Aufschlüsse über die Localisation gewisser Sinnesfunctionen und motorischer Wirkungen. Bahnbrechend in letzteren Beziehungen wurde namentlich die Entdeckung der anatomischen Grundlagen der Aphasie. Gleichwohl blieb zwischen diesen Resultaten und den Ergebnissen der theilweisen Abtragung der Hemisphären nach dem Vorgange von FLOURENS ein gewisser Widerspruch bestehen, da als das bleibende Symptom nach letzterer Operation nicht die Beseitigung einzelner Functionen, sondern die Abschwächung aller sich darstellte, so dass noch in neuester Zeit GOLTZ [3] die Anschauung von FLOURENS in etwas modificirter Gestalt zu erneuern suchte. Auf die relative Berechtigung dieses Versuchs gegenüber den einseitigen Localisationshypothesen wurde oben hingewiesen, zugleich aber gezeigt, dass die Durchführung desselben nothwendig zu einer umfassenderen Anwendung des von

1) FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux. 2me édit. Paris 1842.

2) Vgl. z. B. ARNOLD, Physiologie, I, S. 836. HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele, S. 174.

3) Vgl. namentlich dessen Erörterungen in PFLÜGER's Archiv XX, S. 10 ff.

Goltz bekämpften Princips der Stellvertretung führt, wobei dieses mit der gewöhnlich vorausgesetzten specifischen Energie der nervösen Elemente nicht mehr bestehen kann. In der That ist der oben skizzirte Standpunkt in der neuesten Gehirnphysiologie mehr und mehr zur Geltung gelangt. Nicht nur stimmen in dieser Beziehung die Ansichten von Hitzig, Christiani, Luciani und neuestens auch von Ferrier, mit einigen Modificationen überein, sondern es hat auch Goltz in seinen letzten Arbeiten der Localisationshypothese so wesentliche Zugeständnisse gemacht, dass sich die Differenz zwischen ihm und seinen früheren Gegnern aus einer qualitativen in eine bloß quantitative umgewandelt hat, abgesehen von Munk, der noch immer nicht bloß an dem Princip der streng umschriebenen Localisation, sondern auch an dem der Aequivalenz gewisser Rindencentren mit peripherischen Sinnesflächen festhält.

Sechstes Capitel.

Physiologische Mechanik der Nervensubstanz.

1. Allgemeine Aufgaben und Grundsätze einer Mechanik der Innervation.

Die Betrachtung der physiologischen Leistungen des Nervensystems hat uns zu dem Satze geführt, dass dieselben, von den complicirtesten Verrichtungen der Centralorgane an bis herab zur Empfindung und Muskelzuckung, auf einfachste Vorgänge zurückweisen, aus welchen erst vermöge der vielfachen Verbindung der Elementartheile die physiologischen Effecte hervorgehen. So erhebt sich denn schließlich die Frage, wie jene bis jetzt unbekannten elementaren Functionen, die in ihrem Zusammenwirken so mannigfache und verwickelte Leistungen herbeiführen, beschaffen sind.

Die in der einzelnen Nervenfaser und Ganglienzelle wirksamen Vorgänge hat man auf zwei Wegen zu erkennen gesucht, von welchen wir den einen als den der inneren, den andern als den der äußeren Molecularmechanik des Nervensystems bezeichnen können. Die erstere geht von der Untersuchung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Nervenelemente aus, sie sucht die Veränderungen zu ermitteln, welche diese Eigenschaften in Folge der physiologischen Function erfahren, um auf solche Weise unmittelbar den inneren Kräften auf die Spur zu kommen, die bei den Vorgängen in den Nerven und Nervencentren wirksam sind.

So verlockend es aber auch scheinen mag, diesen Weg zu verfolgen, da derselbe das eigentliche Wesen der Nervenfunctionen unmittelbar zu enthüllen verspricht, so ist derselbe doch gegenwärtig noch allzu weit von seinem Ziele entfernt, als dass wir es wagen könnten, uns ihm anzuvertrauen. Die Untersuchung der Centraltheile ist noch wenig in Angriff genommen, und unser Wissen über die inneren Vorgänge in den peripherischen Nerven beschränkt sich im wesentlichen darauf, dass die Function derselben von elektrischen und chemischen Veränderungen begleitet wird. deren Bedeutung noch dunkel ist. So steht uns denn nur der zweite Weg offen, derjenige der äußeren Molecularmechanik. Sie lässt die Frage nach der speciellen Natur der Nervenkräfte völlig bei Seite, indem sie lediglich von dem Satze ausgeht, dass die Vorgänge in den Elementartheilen des Nervensystems Bewegungsvorgänge irgend welcher Art sind, deren Zusammenhang unter sich und mit den äußeren Naturkräften durch die für alle Bewegung gültigen Principien der Mechanik bestimmt wird. Sie stellt sich also auf einen ähnlichen Standpunkt wie die allgemeine Theorie der Wärme in der heutigen Physik, wo man sich ebenfalls mit dem Satze begnügt, dass die Wärme eine Art der Bewegung sei, hieraus aber mit Hülfe der mechanischen Gesetze alle Erscheinungen in befriedigender Vollständigkeit ableitet. Damit der Molecularmechanik des Nervensystems das ähnliche gelinge, muss sie die Erscheinungen, welche die Basis ihrer Betrachtungen bilden, zunächst auf ihre einfachste Form bringen, indem sie die physiologische Function der nervösen Elemente erstens unter den einfachsten Bedingungen, die möglich sind, und zweitens unter solchen, die im Experiment willkürlich beherrscht werden können, untersucht. Nun hat uns die Zergliederung der complexen physiologischen Leistungen bereits auf den Begriff des Reizes geführt. Als die allgemeinen Ursachen der nervösen Vorgänge haben wir theils innere Reize, gewisse rasch sich vollziehende Veränderungen in der Beschaffenheit des Blutes und der Gewebsflüssigkeiten, theils äußere Reize, Eindrücke auf die Endigungen der Sinnesnerven, kennen gelernt. Wo es sich aber um die Aufgabe handelt, Reize von gegebener Stärke und Dauer auf die Nervenelemente wirken zu lassen, da können in der Regel die natürlichen inneren und äußeren Reize, weil sie sich unserer experimentellen Beherrschung fast ganz entziehen, nicht zur Anwendung kommen. Wir benutzen also künstliche Reize, am häufigsten elektrische Ströme und Stromstöße, welche sich ebensowohl durch die Leichtigkeit, mit der sie das Moleculargleichgewicht der Nervenelemente erschüttern, wie durch die große Genauigkeit, mit der sich ihre Einwirkungsweise bestimmen lässt, besonders empfehlen. Die Vorgänge in den Nervenfasern zergliedern wir, indem wir den der Untersuchung zugänglichen peripherischen Erfolg der Nervenreizung,

die Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven, zum Maß der innern Vorgänge nehmen. Zur Erforschung der Veränderungen in den Ganglienzellen benutzen wir den einfachsten einer äußeren Messung zugänglichen Vorgang, den die Reizung eines centralwärts verlaufenden Nervenfadens im Centralorgane auslöst, die Reflexzuckung. In beiden Fällen kann die Untersuchung dadurch vervollständigt werden, dass man auch andere einfache Effecte der Reizung vergleichend prüft, um auf diese Weise die besonderen Bedingungen auszuschließen, welche die specielle Verbindungsweise der gereizten Nervenfaser mit sich führt. So wird neben der Muskelzuckung die Empfindung nach Reizung eines sensibeln Nerven untersucht; neben der Reflexzuckung werden andere Fälle, in denen die Reizung Ganglienzellen durchwandern muss, ehe sie einen Bewegungseffect auslöst, herbeigezogen, wohin namentlich die Einflüsse gehören, welche peripherische Ganglien, z. B. diejenigen des Herzens, auf die ihnen zugeleiteten Vorgänge motorischer Innervation ausüben.

Was wir Reizung oder Erregung nennen, ist nur der unbekannte Bewegungsvorgang, welcher in den Nervenelementen durch Reize hervorgerufen wird. Die Aufgabe einer physiologischen Mechanik der Nervensubstanz ist es, die empirisch festgestellten Gesetze der Reizung auf die allgemeinen Gesetze der Mechanik zurückzuführen. Zu diesem Zweck müssen wir vor allem an denjenigen Hauptsatz der Mechanik erinnern, welcher den Zusammenhang aller Bewegungsvorgänge beherrscht: es ist dies der Satz von der Erhaltung der Arbeit.

Unter Arbeit versteht man jede Wirkung, welche die Lage ponderabler Massen im Raume ändert. Die Größe einer Arbeit wird daher mittelst der Lageänderung gemessen, die ein Gewicht von bestimmter Größe durch dieselbe erfahren kann. Durch Licht, Wärme, Elektricität, Magnetismus können schwere Körper ihren Ort verändern. Nun sind aber jene sogenannten Naturkräfte nur Formen molecularer Bewegung. Die verschiedenen Arten von Molecularbewegung können also Arbeit vollbringen. Die Wärme des Dampfes z. B. besteht in großentheils geradlinigen, vielfach sich störenden Bewegungen der Dampftheilchen. Sobald der Dampf Arbeit vollbringt, indem er etwa den Kolben einer Maschine bewegt, verschwindet ein entsprechendes Quantum jener Bewegungen. Man drückt sich hier häufig so aus: es sei eine gewisse Menge Wärme in eine äquivalente Menge mechanischer Arbeit übergegangen. Genauer gesprochen ist aber ein Theil der unregelmäßigen Bewegungen der Dampftheilchen verbraucht worden, um eine größere ponderable Masse in Bewegung zu setzen. Es ist also nur die eine Form der Bewegung in eine andere übergegangen, und die entstandene Arbeit, gemessen durch das

Product des bewegten Gewichtes in die zurückgelegte Wegstrecke, ist genau gleich einer Summe kleiner Arbeitsgrößen, welche durch die Producte der Gewichte einer Anzahl Dampftheilchen in die von ihnen zurückgelegten Weglängen gemessen werden könnten, und welche verschwunden sind, während die äußere Arbeit vollbracht wurde. Wenn wir bei der Reibung, Zusammendrückung der Körper mechanische Arbeit verschwinden und dafür Wärme auftreten sehen, so wird hierbei umgekehrt mechanische Arbeit in eine ihr entsprechende Menge von Moleculararbeit umgewandelt. Nicht in allen Fällen, wo Wärme latent wird, entsteht übrigens mechanische Arbeit im gewöhnlichen Sinne. Sehr häufig wird die Wärme nur dazu verwandt, um die Theilchen der erwärmten Körper selbst in neue Lagen überzuführen. Bekanntlich dehnen alle Körper, am meisten die Gase, weniger die Flüssigkeiten und festen Körper, unter dem Einfluss der Wärme sich aus. Auch in diesem Fall verschwindet Moleculararbeit. Aehnlich wie die letztere im Beispiel der Dampfmaschine benutzt wird, um den Kolben zu bewegen, so wird sie hier zur Distanzänderung der Molecüle verbraucht. Die so geleistete Arbeit hat man als Disgregationsarbeit bezeichnet. Auch sie wird wieder in Moleculararbeit verwandelt, wenn die Theilchen in ihre früheren Lagen zurückkehren. Allgemein also kann Moleculararbeit entweder in mechanische Leistung oder in Disgregationsarbeit, und können hinwiederum diese beiden in Moleculararbeit übergehen. Die Summe dieser drei Formen von Arbeit aber bleibt unverändert. Dies ist das Princip, welches man den Satz von der Erhaltung der Arbeit oder der Energie nennt.

Aehnlich wie auf die Wärme, die verbreitetste und allgemeinste Form der Bewegung, findet dieser Satz auf andere Arten der Bewegung seine Anwendung. Dabei wird nur das eine Glied in der Kette der drei in einander übergehenden Bewegungen, die Beschaffenheit der Moleculararbeit, geändert. So kann z. B. durch Elektricität ebenso wie durch Wärme Disgregationsarbeit und mechanische Arbeit hervorgebracht werden. Es gibt also verschiedene Arten von Moleculararbeit, es gibt aber im Grunde nur eine Disgregationsarbeit und nur eine Form der mechanischen Arbeit. Disgregation nennen wir stets die bleibenden Distanzänderungen der Molecüle, aus welcher Ursache dieselben auch eintreten mögen. Wenn wir die bloße Volumzunahme der Körper von der Aenderung des Aggregatzustandes und diese wieder von der chemischen Zersetzung, der Dissociation, unterscheiden, so handelt es sich dabei eigentlich nur um Grade der Disgregation. Ebenso besteht die mechanische Arbeit überall in der Ortsveränderung ponderabler Massen. Die verschiedenen Formen von Molecularbewegung können aber unter Umständen auch in einander

transformirt werden. So kann z. B. ein gewisses Quantum elektrischer Arbeit gleichzeitig in Wärme, Disgregation und mechanische Arbeit übergehen.

Unter den Formen der Arbeit, die wir unterscheiden, benutzt man die mechanische Arbeit als gemeinsames Maß für alle andern, weil sie am unmittelbarsten durch Messungen bestimmt werden kann. Auf die übrigen Formen wird dieses Maß mit Hülfe des Satzes von der Erhaltung der Arbeit angewandt, nach welchem ein gegebenes Quantum Molecular- oder Disgregationsarbeit der mechanischen Arbeit, in die sie übergeht, oder aus der sie entsteht, äquivalent sein muss. Bei der mechanischen Arbeit kann ein Gewicht bald der Schwere entgegen gehoben, bald durch seine eigene Schwere bewegt, bald unter Ueberwindung von Reibung gefördert werden u. s. w. Bei der Reibung geht der zur Ueberwindung derselben erforderliche Theil der mechanischen Arbeit in Wärme über. Wird dagegen ein Gewicht gehoben, so nimmt man an, dass die zur Hebung aufgewandte Arbeit in ihm angehäuft werde, da es dieselbe nachher durch das Herabfallen von der nämlichen Höhe wieder an andere Körper übertragen kann. Die Disgregation verhält sich in dieser Beziehung ähnlich wie das gehobene Gewicht: zu ihrer Erzeugung wird eine gewisse Menge Moleculararbeit, meistens in der Gestalt von Wärme, verbraucht, die wieder entstehen muss, sobald die Disgregation aufgehoben wird. Nun bleibt ein gehobenes Gewicht so lange im gehobenen Zustande, als durch irgend eine andere Arbeit, z. B. durch die Wärmebewegung ausgedehnten Dampfes, durch die Oscillationen der Molecüle eines Seils, an welchem man das Gewicht aufgehängt hat, seiner Schwere das Gleichgewicht gehalten wird. Ebenso bleibt die Disgregation der Molecüle eines Körpers so lange bestehen, als durch irgend eine innere Arbeit, z. B. durch Wärmeschwingungen, ihre Wiedervereinigung gehindert wird. Zwischen dem Momente, in welchem die Hebung des Gewichtes oder die Disgregation der Molecüle vor sich ging, und demjenigen, wo durch den Fall des Gewichts oder die Vereinigung der Molecüle die dort erforderliche Arbeit wieder erzeugt wird, kann also während einer kürzeren oder längeren Zeit ein stationärer Zustand bestehen, in welchem gerade so viel innere Arbeit fortwährend verrichtet wird, als zur Erhaltung des Gleichgewichts nothwendig ist, so dass in dem vorhandenen Zustand, in der Lage der Körper und Molecüle, in der Temperatur, der elektrischen Vertheilung, sich nichts ändert. Erst in dem Moment, wo durch eine Störung dieses Gleichgewichtszustandes das Gewicht fällt oder die Molecüle sich nähern, treten auch wieder Transformationen der Arbeit ein: die mechanische oder Disgregationsarbeit wird zunächst in Moleculararbeit, in der Regel in Wärme, umgewandelt, und diese kann theilweise abermals in mechanische Leistung oder in Disgregation der Molecüle übergehen, so lange, bis durch irgend

welche Umstände ein stationärer Zustand wieder eintritt. Insofern nun in einem gehobenen Gewicht oder in disgregirten Molecülen eine gewisse Summe von Arbeit disponibel ist, lässt sich jedes gehobene Gewicht und jede Disgregation auch als vorräthige Arbeit betrachten. Der Arbeitsvorrath ist aber natürlich genau so groß, als diejenige Arbeit war, welche die Hebung oder Disgregation bewirkt hat, und als diejenige Arbeit sein wird, welche beim Fallen oder bei der Aggregation wieder zum Vorschein kommen kann. Der Satz von der Erhaltung der Arbeit lässt sich daher auch so ausdrücken: die Summe der wirklichen Arbeit und des Arbeitsvorrathes bleibt unverändert. Es ist übrigens klar, dass dies nur ein besonderer Ausdruck ist für den Satz von der Erhaltung der Summe aller Arbeit, weil man unter Arbeitsvorrath nur eine durch wirkliche Arbeit herbeigeführte Gewichtshebung oder Disgregation versteht, welche durch einen stationären Bewegungszustand erhalten bleibt. Wäre es uns möglich, die kleinsten oscillirenden Bewegungen der Atome ebenso wie die Bewegungen der Körper und ihre bleibenden Moleculeränderungen zu beobachten, so würden wir ohne Zweifel den Satz strenge richtig finden, dass alle wirkliche Arbeit constant sei. Wo sich aber fortwährend die Massetheilchen durchschnittlich um die nämlichen Gleichgewichtslagen bewegen, da scheint uns die Materie ruhend. Wir nennen daher diejenige Arbeit, die in einem stationären Zustande gleichsam im verborgenen gethan wird, vorräthige Arbeit. Statt dessen können wir sie auch als innere Moleculararbeit bezeichnen und davon jene Arbeit der Molecüle, welche entsteht, wenn der Gleichgewichtszustand der Temperatur, der elektrischen Vertheilung u. s. w. sich äußert, als äußere Moleculararbeit unterscheiden.

Fortwährend wechseln stationäre Zustände mit Veränderungen. Die Natur bietet daher ein unaufhörliches Schauspiel des Uebergangs vorräthiger in wirkliche, wirklicher in vorräthige Arbeit. Wir wollen hier, als unsern Zwecken nächstliegend, nur auf die Beispiele hinweisen, welche die Disgregation und ihre Umkehr in dieser Beziehung darbieten. Die verschiedenen Aggregatzustände beruhen, wie man annimmt, auf verschiedenen Bewegungszuständen der Molecüle. In den Gasen fliehen sich diese und bewegen sich daher so lange geradlinig weiter, bis sie auf eine Wand oder auf andere Molecüle treffen, an denen sie zurückprallen. In den Flüssigkeiten oscilliren wahrscheinlich die Molecüle um bewegliche, in den festen Körpern um feste Gleichgewichtslagen. Um nun z. B. eine Flüssigkeit in Gas umzuwandeln, muss die Arbeit der Molecüle vergrößert werden. Dies geschieht, indem man ihnen Wärme zuführt. So lange nur die Moleculararbeit der Flüssigkeit wächst, nimmt einfach die Temperatur derselben zu. Gestattet man aber gleichzeitig der Flüssigkeit, sich auszudehnen, so

geht außerdem ein Theil der Moleculararbeit in Disgregation über. Lässt man endlich durch steigende Wärmezufuhr die Disgregation so weit gehen, dass die Flüssigkeitstheilchen aus den Sphären ihrer gegenseitigen Anziehung gerathen, so entsteht, indem die Flüssigkeit in Gas oder Dampf übergeht, plötzlich ein neuer Gleichgewichtszustand, zu dessen Herstellung eine große Menge von Moleculararbeit, d. h. Wärme verbraucht wird. Entzieht man dem Dampf wieder Wärme, vermindert man also dessen innere Arbeit, so wird umgekehrt ein Punkt erreicht, wo die mittleren Entfernungen der Molecüle so klein werden, dass sie wieder in die Sphäre ihrer wechselseitigen Anziehung kommen; bei dem Eintritt dieses ursprünglichen Gleichgewichtszustandes muss in Folge der wirksam werdenden Anziehungskräfte Moleculararbeit entstehen, d. h. Wärme frei werden, und zwar ist die im letzteren Fall entstehende Wärmemenge ebenso groß wie diejenige, welche im ersten Fall verschwunden war.

Im wesentlichen ähnlich verhält es sich mit der Lösung und Schließung chemischer Verbindungen. In jedem Körper kann man neben dem physikalischen einen chemischen Gleichgewichtszustand unterscheiden. Jedes Molecül im physikalischen Sinne besteht nämlich aus einer Mehrheit von chemischen Molecülen oder, wie man die nicht weiter zerlegbaren chemischen Molecüle auch nennt, von A t o m e n. Wie nun die Molecüle je nach dem Aggregatzustand des betreffenden Körpers in verschiedenen Bewegungszuständen sich befinden können, so die Atome je nach der Beschaffenheit der chemischen Verbindung. Die neuere Chemie betrachtet alle Körper als Verbindungen; in chemisch einfachen Körpern sieht sie Verbindungen g l e i c h a r t i g e r Atome. Das Wasserstoffgas ist hiernach ebenso gut eine chemische Verbindung wie die Salzsäure: in jenem sind je zwei Atome Wasserstoff mit einander $(H. H)$, in dieser ist je ein Atom Wasserstoff mit einem Chlor verbunden $(H. Cl)$. Aber auch hier gilt die scheinbare Ruhe der Materie nur als ein stationärer Bewegungszustand. Die chemischen Atome einer Verbindung oscilliren, wie man annimmt, um mehr oder weniger feste Gleichgewichtslagen. Auf die Art dieser Bewegung ist zugleich der physikalische Aggregatzustand von wesentlichem Einflusse. In Gasen und Flüssigkeiten nämlich nehmen in der Regel auch die chemischen Atome einen freieren Bewegungszustand an, indem hier und da solche aus ihren Verbindungen losgerissen werden, um sich dann alsbald wieder mit andern ebenfalls frei gewordenen Atomen zu verbinden. In der gasförmigen oder flüssigen Salzsäure z. B. ist zwar die durchschnittliche Zusammensetzung aller chemischen Molecüle $= H\,Cl$, dies hindert aber nicht, dass fortwährend einzelne Atome H und Cl sich vorübergehend in freiem Zustande befinden, aus dem sie stets sogleich wieder durch chemische Anziehungen in den gebundenen Zustand zurückkehren. Auf diese Weise

erklärt sich befriedigend die leichtere Zersetzbarkeit, welche Gase und Flüssigkeiten der Wärme, Elektricität und andern chemischen Verbindungen gegenüber darbieten[1]. In der Aggregation der chemischen Molecüle finden sich nun analoge Unterschiede, wie sie den physikalischen Aggregatzuständen zu Grunde liegen. Es gibt losere und festere chemische Verbindungen. Dort sind die Anziehungen, vermöge deren die Theilchen um gewisse Gleichgewichtslagen schwingen, schwächer, hier sind sie stärker. Diese Unterschiede der chemischen Aggregation sind natürlich von der physikalischen ganz unabhängig, da die physikalischen Molecüle immer schon chemische Aggregate sind: es können daher sehr feste Verbindungen im gasförmigen und sehr lose im festen Aggregatzustande vorkommen. Im allgemeinen gehören die Verbindungen gleichartiger Atome, also die chemisch einfachen Körper, zu den loseren Verbindungen, indem die meisten, einige Metalle abgerechnet, ziemlich leicht getrennt werden, um sich mit ungleichartigen Atomen zu verbinden. Anderseits verhalten sich wieder ähnlich die sehr zusammengesetzten Verbindungen, die leicht in einfachere zerfallen. Hierher gehören die meisten sogenannten organischen Körper. Feste chemische Verbindungen sind sonach vorzugsweise unter den einfacheren Verbindungen ungleichartiger Atome zu finden. So z. B. sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, viele Metalloxyde und unorganische Säuren schwer zerlegbar. Wie nun die verschiedenen Aggregatzustände in einander umgewandelt werden können, so können auch losere Verbindungen in festere übergehen und umgekehrt. Es gibt keine noch so feste Verbindung, welche nicht, wie St. Claire Deville nachgewiesen hat, durch Zufuhr bedeutender Wärmemengen Dissociation erfahren könnte. Wie bei der Umwandlung einer Flüssigkeit in Gas, so verschwindet auch hier eine gewisse Menge innerer Arbeit der Wärme, um in Dissociationsarbeit überzugehen. Ist die Dissociation geschehen, so befinden sich nun die Atome in einem neuen Gleichgewichtszustande. Bei der Dissociation von Wasser sind statt der festen Verbindung $H_2\,O$ die loseren $H.\,H$ und $O.\,O$ entstanden, in denen die Schwingungszustände der Atome in ähnlicher Weise sich von denjenigen der festen Verbindung $H_2\,O$ unterscheiden werden wie etwa die Schwingungszustände der Molecüle des Wasserdampfs und des Wassers: d. h. die Atome jener losen Verbindungen werden im ganzen weitere Bahnen beschreiben und deshalb mehr innere Moleculararbeit verrichten. Um ihnen diese zuzuführen ist Wärme erforderlich. Die so zur Dissociation aufgewandte Arbeit ist aber zugleich als vorräthige Arbeit vorhanden, weil, sobald der neue Gleichgewichts-

[1] Clausius, Abhandlungen zur mechanischen Wärmetheorie, II, S. 214. Braunschweig 1867.

zustand der getrennten Molecüle gestört wird, sie sich verbinden können, wobei die Dissociationsarbeit wieder als Wärme zum Vorschein kommt. Zugleich sind dann die chemischen Molecüle in ihren früheren Gleichgewichtszustand übergegangen, in welchem die stationäre Arbeit, die sie bei den Bewegungen um ihre Gleichgewichtslagen verrichten, um den Betrag der beim Act der Verbindung freigewordenen inneren Arbeit vermindert ist. So gleichen demnach die bei der Verbindung und Dissociation auftretenden Erscheinungen vollkommen denjenigen, welche beim Wechsel der Aggregatzustände beobachtet werden, mit dem einzigen Unterschied, dass zur Dissociation im allgemeinen viel bedeutendere Arbeitsmengen erforderlich sind, als zur Disgregation, und dass daher auch der Austausch zwischen vorräthiger und wirklicher Arbeit dort höhere Werthe erreicht.

Die lebenden Wesen nehmen durch die Regelmäßigkeit, mit der chemische Processe vor sich gehen, an dem fortwährenden Wechsel vorräthiger und wirklicher, innerer und äußerer Arbeit einen bemerkenswerthen Antheil. In den Pflanzen vollzieht sich eine Dissociation fester Verbindungen. Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, die Salpetersäure und Schwefelsäure der Nitrate und Sulfate werden von ihnen aufgenommen und in losere Verbindungen, wie Holzfaser, Stärke, Zucker, Eiweißstoffe u. s. w. zerlegt, in denen sich eine große Menge vorräthiger Arbeit anhäuft, während gleichzeitig Sauerstoff ausgeschieden wird. In den Thieren werden jene von der Pflanze erzeugten Verbindungen unter Aufnahme atmosphärischen Sauerstoffs, also durch einen Verbrennungsprocess, wieder in die festeren Verbindungen umgewandelt, aus denen die Pflanze dieselben geschaffen hatte, während gleichzeitig die in den organischen Verbindungen angehäufte vorräthige Arbeit in wirkliche Arbeit, theils in Wärme theils in äußere Arbeit der Muskeln, übergeht. Die Stätte, von welcher aus alle diese Vorgänge der Thiere beherrscht werden, ist das Nervensystem. Es hält jene Functionen im Gang, welche die Verbrennungen bewirken, es regulirt die Vertheilung und Ausstrahlung der Wärme, es bestimmt die Thätigkeit der Muskeln. Vielfach, und namentlich in dem letzteren Fall, stehen zwar die von dem Nervensystem ausgehenden Wirkungen selbst unter dem Einflusse äußerer Bewegungen, nämlich der Sinneseindrücke. Aber die eigentliche Quelle seiner Leistungen liegt nicht in diesen, sondern in den chemischen Verbindungen, aus denen sich die Nervenmasse zusammensetzt, und die in wenig veränderter Form der Werkstätte der Pflanze entnommen sind. In ihnen ist die vorräthige Arbeit angehäuft, die sich unter dem Einfluss äußerer Reize in wirkliche umsetzt.

Die Verbindungen, aus denen die Nervenmasse besteht, befinden sich, so lange nicht Reizungsvorgänge verändernd einwirken, annähernd in

jenem stationären Zustande, der nach außen als vollkommene Ruhe erscheint. Diese Ruhe ist aber nur eine scheinbare, wie in allen Fällen, wo es sich um stationäre Zustände handelt. Die Atome jener complexen Verbindungen sind in fortwährenden Bewegungen: da und dort gerathen sie aus den Wirkungssphären der Atome, mit denen sie bisher verbunden waren, hinaus und in die Wirkungssphären anderer, gleichfalls frei gewordener Atome hinein. Fortwährend wechseln also in einer solchen leicht zersetzbaren Flüssigkeit, wie sie die Nervenmasse bildet, Schließung und Lösung chemischer Verbindungen, und die Masse erscheint nur deshalb stationär, weil sich durchschnittlich ebenso viele Zersetzungen als Verbindungen vollziehen. Im vorliegenden Beispiele ist dies aber nicht einmal strenge richtig: der Zustand der Nervenelemente ist auch während ihrer Ruhe kein vollkommen constanter. Bei so complexen Verbindungen ereignet es sich nämlich stets, dass die aus ihren bisherigen Wirkungssphären losgerissenen Atome theilweise nicht in dieselben oder ähnliche Verbindungen wieder eintreten, aus denen sie ausgeschieden waren, sondern dass einige unter ihnen sich zu einfacheren und festeren Verbindungen vereinigen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Selbstzersetzung. Im lebenden Organismus werden die von der Selbstzersetzung herrührenden Störungen des Gleichgewichts ausgeglichen, da die Zersetzungsproducte entfernt und neue Materialien für den Ersatz der Gewebsbestandtheile zugeführt werden. Wir können deshalb die ruhende Nervensubstanz als eine Flüssigkeit in stationärem Bewegungszustande ansehen. In einer solchen Flüssigkeit wird keine Arbeit nach außen frei, sondern die von den einzelnen Atomen erzeugten Arbeitswerthe vernichten sich immer gegenseitig wieder. Diese Vernichtung geschieht zu einem großen Theil schon innerhalb der complexen chemischen Molecüle. Indem nämlich die Atome jedes Molecüls um ihre Gleichgewichtslagen oscilliren, verrichtet jedes eine gewisse Arbeit, die aber durch die Gegenwirkung anderer Atome wieder compensirt und so außerhalb des Molecüls gar nicht merkbar wird. Diese innere Moleculararbeit ist es, die bei einer losen chemischen Verbindung wegen der ausgibigeren Bewegungen ihrer Atome viel bedeutender ist als bei einer festen. Sie ist es daher, welche vorräthige Arbeit repräsentirt, insofern bei einer Störung des seitherigen Gleichgewichtszustandes die losere in eine festere Verbindung übergehen kann, wo dann der in der ersteren enthaltene Mehrbetrag innerer zu äußerer Moleculararbeit wird. Theilweise findet aber die Herstellung des Gleichgewichts erst außerhalb der chemischen Molecüle statt. Indem nämlich fortwährend Atome aus loseren in festere Verbindungen eintreten, muss Arbeit entstehen; indem anderseits Atome aus festeren in losere Verbindungen übergeführt werden, muss hinwiederum Arbeit verschwinden, und

zwar ist es in beiden Fällen äußere Moleculararbeit, also im allgemeinen Wärme, welche erzeugt und wieder verbraucht wird. Nennen wir die beim Entstehen der festeren Verbindung zum Vorschein kommende Arbeit positive Moleculararbeit, so lässt sich die bei der Eingehung der loseren Verbindung verschwindende als negative bezeichnen. Die Bedingung für das wirkliche Gleichgewicht einer zersetzbaren Flüssigkeit wie die Nervenmasse ist also die, dass die innere Moleculararbeit oder der Arbeitsvorrath unverändert bleibt, dadurch dass die Mengen positiver und negativer äußerer Moleculararbeit fortwährend sich ausgleichen, oder wie wir es auch ausdrücken können: die innere Moleculararbeit muss constant bleiben, indem alles, was von derselben in äußere Moleculararbeit übergeht, wieder durch Rückverwandlung in innere Moleculararbeit ersetzt wird. Welche Veränderungen treten nun in diesem stationären Zustande des Nerven ein, wenn sich der Vorgang der Reizung entwickelt?

2. Verlauf der Reizungsvorgänge in der Nervenfaser.

Die einfachste Erscheinung, welche über die Natur der Reizungsvorgänge im Nerven Aufschluss zu geben vermag, ist der Eintritt und Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung der Bewegungsnerven. Die Fig. 72 zeigt einen solchen Verlauf, wie er vom Wadenmuskel eines Frosches mittelst einer an ihm befestigten Hebelvorrichtung unmittelbar auf eine rasch bewegte berußte Glasplatte, die an einem schweren Pendel befestigt war, aufgezeichnet wurde[1]). Der verticale Strich zur Linken bezeichnet den Moment der Reizung des Nerven. Die so erhaltene Curve, deren Abscissenlinie wegen der Pendelbewegung ein Stück einer Kreislinie ist, lehrt, dass der Beginn der Zuckung merklich später eintritt als die Reizung, und dass dann die Contraction anfangs mit beschleunigter, später mit abnehmender Geschwindigkeit ansteigt, worauf in ähnlicher Weise allmählich die Wiederverlängerung erfolgt. War der Reiz momentan, so ist die ganze Zuckung meist in 0,08—0,1 Sec. vollendet; davon kommt, falls der Nerv unmittelbar über dem Muskel oder seine Ausbreitung im

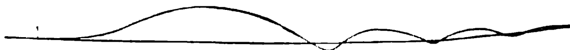


Fig. 72.

1) Alle in diesem Capitel mitgetheilten Zuckungscurven sind unmittelbar nach den vom Froschmuskel auf berußtes Papier gezeichneten Curven mittelst Durchpausen in Holzschnitt hergestellt.

Muskel selbst gereizt wurde, etwa 0,01 Sec. auf die zwischen dem Reiz und der beginnenden Zuckung verfließende Zeit, welche man das Stadium der latenten Reizung zu nennen pflegt. Diese Erfahrung macht es wahrscheinlich, dass der Bewegungsvorgang im Nerven ein ziemlich langsamer ist. Aber da hierbei zunächst unbestimmt bleibt, wie viel von dieser Langsamkeit der Vorgänge auf die Trägheit der Muskelsubstanz zu beziehen sei, so ist das gewonnene Ergebniss nicht von entscheidendem Werthe.

Näher tritt man der Bewegung im Nerven selbst, wenn dieser an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge gereizt wird, einmal entfernt von dem Muskel, das zweite Mal demselben möglichst nahe, und wenn der Versuch so eingerichtet ist, dass der Zeitpunkt der Reizung jedes Mal dem nämlichen Punkt jener Abscissenlinie entspricht, auf welcher sich die Zuckungscurve erhebt. Besitzt der Reiz in beiden Fällen die gleiche Intensität, und bleibt der Nerv in möglichst unverändertem Zustande, so zeigen beide Curven einen doppelten Unterschied. Erstens fängt, wie Helmholtz entdeckte, die dem entfernteren Reiz entsprechende Zuckungscurve später an, das Stadium ihrer latenten Reizung ist größer, und zweitens ist, wie zuerst Pflüger fand, die weiter oben ausgelöste Zuckung die stärkere, sie ist höher und, wie ich hinzufügen muss, von längerer Dauer. Will man also zwei gleich hohe Zuckungen hervorbringen, so muss für die vom Muskel entferntere Nervenstelle ein etwas schwächerer Reiz gewählt werden; auch dann pflegt übrigens noch die entsprechende Zuckung eine etwas längere Zeit zu beanspruchen, vorausgesetzt dass man die Untersuchung am lebenden Thier vornimmt. Die beiden Zuckungen unterscheiden sich also nun so wie es die Fig. 73 zeigt: die kleine Strecke zwischen dem Anfang der Zuckungen entspricht offenbar der Zeit, welche die



Fig. 73.

Erregung braucht, um sich von der oberen zur unteren Reizungsstelle fortzupflanzen; die höher oben ausgelöste Zuckung erreicht aber, obgleich sie in diesem Fall schon durch einen schwächeren Reiz erregt wurde, noch später die Abscissenlinie, als ihrem verspäteten Eintritt entspricht. So ergibt sich denn aus diesen Versuchen erstens, dass der Bewegungsvorgang der Reizung ein äußerst langsamer ist, — er berechnet sich für den Froschnerven bei gewöhnlicher Sommertemperatur durchschnittlich zu 26, für den Nerven des Warmblüters bei der normalen Eigenwärme desselben zu 32 Meter in der Secunde, — und zweitens, dass bei demselben wahrscheinlich keine einfache Uebertragung und

Fortpflanzung der äußern Reizbewegung stattfindet, sondern dass in dem Nerven selbst von einem Punkte zum andern Bewegungsvorgänge ausgelöst werden. Auf letzteres scheint namentlich die ganz constante und am augenfälligsten an den undurchschnittenen Nerven lebender Thiere zu beobachtende Verlängerung der Zuckungen mit zunehmender Entfernung vom Muskel hinzuweisen[1]).

Auch diese Resultate gestatten aber noch keinen Einblick in die eigentliche Mechanik der Reizungserscheinungen. Um einen solchen zu gewinnen, müssen wir uns über den Zustand des Nerven in jedem Moment der auf die Reizung folgenden Zeit Aufschluss verschaffen. Dies ist nur möglich, indem man in jedem Moment der Reizungsperiode das Verhalten des Nerven gegen einen andern, prüfenden Reiz von constanter Größe untersucht. Auch hier ist natürlich, ebenso wie bei der einfachen Muskelzuckung, die Trägheit der Muskelsubstanz von mitbestimmendem Einflusse; aber derselbe wird, ähnlich wie bei den Versuchen über die Fortpflanzung der Reizung, dadurch eliminirt, dass in solchen Fällen, wo die vom Muskel herrührenden Einflüsse constant bleiben, die beobachteten Veränderungen nur von veränderten Bedingungen der Reizung im Nerven herrühren können.

Bei jedem Reizungsvorgange machen sich nun in der Nervenfaser zwei einander entgegengesetzte Wirkungen geltend: solche, die auf die Erzeugung äußerer Arbeit (Muskelzuckung, Secretion, Reizung von Ganglienzellen) gerichtet sind, und andere, welche die frei werdende Arbeit wieder zu binden streben. Die ersteren wollen wir die erregenden, die andern die hemmenden Wirkungen nennen. Der ganze Verlauf der Reizung ist von den in jedem Zeitmoment wechselnden Wirkungen der Erregung und Hemmung abhängig. Um durch den Prüfungsreiz nachzuweisen, welcher dieser Vorgänge, ob Erregung, ob Hemmung, im Uebergewicht sei, kann man entweder Reizungsvorgänge untersuchen, welche hinreichend schwach sind, dass sie an und für sich keine Muskelzuckung

---

1) Vgl. meine Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren Abth. I, Erlangen 1871, S. 177. Die von PFLÜGER (Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, S. 140) beobachtete Zunahme der Zuckungshöhe mit der Entfernung vom Muskel ist von vielen Physiologen nach dem Vorgange von HEIDENHAIN (Studien des physiol. Instituts zu Breslau, I, S. 1) auf die Wirkung des Querschnitts oder bei Erhaltung des Zusammenhangs mit dem Rückenmark auf das ungleichmäßige Absterben des Nerven zurückgeführt, und demnach für den lebenden Nerven eine gleiche Erregbarkeit aller Punkte seiner Länge angenommen worden. Ich habe jedoch, ebenso wie nachher TIEGEL (PFLÜGER's Archiv XIII, S. 598), die größere Erregbarkeit der von dem Muskel entfernteren Strecken auch beim lebenden Thier, bei welchem der Blutlauf erhalten war, constatirt, und insbesondere fand ich, dass die von mir beobachtete Verlängerung der Zuckung mit Vergrößerung der Nervenstrecke vorzugsweise deutlich am lebenden Nerven zu finden ist, weshalb sie früheren Beobachtern, die nur an ausgeschnittenen Froschschenkeln experimentirten, entging.

auslösen, oder es muss, so lange die Muskelcontraction abläuft, der Einfluss der letzteren eliminirt werden. Dies geschieht, indem man in solchen Fällen, wo es sich um den Nachweis gesteigerter Reizbarkeit handelt, den Muskel überlastet, d. h. mit einem so bedeutenden Gewichte beschwert, dass sowohl die ursprüngliche wie die durch den Prüfungsreiz für sich ausgelöste Zuckung unterdrückt wird oder höchstens noch eine minimale Zuckung möglich ist. Löst dann der Prüfungsreiz während des Ablaufs der ersten Reizung trotzdem eine überminimale Zuckung aus, so deutet dies auf eine Zunahme der erregenden Wirkungen, und für die Größe der letzteren gibt die Höhe der Zuckung ein ungefähres Maß ab. Die Fig. 74 gibt ein Beispiel dieses Verfahrens. Der Reizungsvorgang, um dessen Untersuchung es sich handelt, ist durch die Schließung eines constanten Stromes in aufsteigender Richtung (wobei also die positive Elektrode dem Muskel näher, die negative von ihm ferner war) hervorgerufen worden. Diese Schließung erfolgt im Zeitmomente *a*. Der nicht überlastete Muskel hat in Folge der Reizung die Zuckung *a'* gezeichnet. Durch

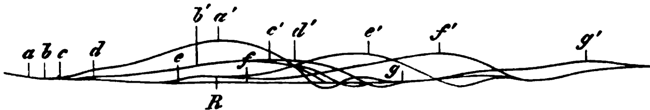


Fig. 74.

die nun ausgeführte Ueberlastung wurde dieselbe auf die minimale Höhe *R* herabgedrückt. Als Prüfungsreiz, der den Zustand des Nerven in verschiedenen Momenten des Reizungsvorganges feststellen sollte, wurde ein Oeffnungsinductionsschlag gewählt, der eine kurze Strecke unterhalb der vom constanten Strom gereizten Nervenstrecke einwirkte. Die Zuckung, welche derselbe, so lange der Reizungsvorgang durch den constanten Strom nicht eingeleitet wurde, am überlasteten Muskel bewirkte, war ebenfalls eine minimale. Nun wurde eine Reihe von Versuchen ausgeführt, bei deren jedem, während der Muskel überlastet war, zunächst im Moment *a* der Nerv durch Schließung des constanten Stromes gereizt und dann in einem bestimmten Moment die Auslösung des Prüfungsreizes bewerkstelligt wurde. Fiel der letztere mit der Schließung des constanten Stromes zusammen (*a*), so wurde die minimale Zuckungshöhe nicht geändert. Trat er später ein, so entsprachen den Reizmomenten *b*, *c*, *d* u. s. w. successiv die Zuckungen *b'*, *c'*, *d'*, *e'*, *f'*, *g'*. Der Verlauf dieser Zuckungscurven zeigt deutlich, dass in dem gereizten Nerven eine Zustandsänderung eintritt, welche sich als gesteigerte Reizbarkeit verräth. Diese beginnt kurz nach der Reizung *a*, erreicht ein Maximum, welches ungefähr mit dem Höhepunkt der Zuckungen *a'* und *R* zusammenfällt (*e*, *e'*), und nimmt endlich

allmählich wiederum ab, doch dauert sie, wie die letzte Prüfung *g g'* zeigt, erheblich länger an als die primäre Zuckung *a'*[1]).

Wo nicht, wie in dem hier gewählten Beispiel, die erregenden, sondern die hemmenden Wirkungen überwiegen, da ist natürlich der Kunstgriff der Ueberlastung nicht anwendbar, es kann dann aber aus der Größe des vom Prüfungsreize während des Ablaufs der Zuckung hervorgebrachten Effectes leicht auf hemmende Wirkungen geschlossen werden. So lässt sich auf das Uebergewicht der Hemmungen mit Sicherheit dann schließen, wenn der Prüfungsreiz gar keinen Effect hervorbringt. Ein derartiges Beispiel zeigt die Fig. 75[2]). Der untersuchte Reizungsvorgang wurde hier wieder durch die Schließung eines aufsteigenden constanten Stromes hervorgebracht, und der Prüfungsreiz war, wie vorhin, ein unter der durch-

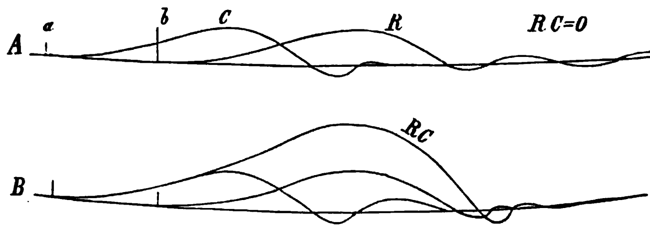


Fig. 75.

flossenen Strecke einwirkender Oeffnungsinductionsschlag. In den zwei nach einander ausgeführten Versuchen *A* und *B* wurde jedesmal im Moment *a* der Strom geschlossen und im Moment *b* wirkte der Prüfungsreiz ein. Zuerst wurde in jedem Versuch die Wirkung des Stromes ohne den Prüfungsreiz und dann die Wirkung des letzteren ohne die vorausgegangene Stromesschließung untersucht: so wurden die Zuckungen *C* und *R*, die in *A* und *B* völlig übereinstimmen, erhalten. Dann wurde, nachdem bei *a* die Schließung erfolgt war, sogleich bei *b* der Prüfungsreiz ausgelöst. Hier stellte sich nun in den Versuchen *A* und *B* ein völlig verschiedener Effect heraus: in *A* wurde bloß eine Zuckung *C* gezeichnet, ganz so als wenn der Prüfungsreiz *R* gar nicht eingewirkt hätte (was durch $RC = 0$ angedeutet ist); in *B* fällt die Zuckungscurve in ihrem Anfang mit *C* zusammen, in einem dem Beginn der Zuckung *R* entsprechenden Momente aber erhebt sie sich über *C* so sehr, dass die Curve *RC* höher ist, als die Curven *R* und *C* zusammengenommen. Aus diesem Verhalten werden wir schließen dürfen, dass in *A* während des Verlaufs der Reizung *C* eine starke Hemmung bestanden hat, während in *B* entweder erregende Wirkungen

1) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven I, S. 74.
2) Ebend. S. 72.

überwogen oder gar keine Veränderung der Reizbarkeit existirte. Die letztere Alternative lässt sich entscheiden, wenn man wieder in der vorhin angegebenen Weise durch Ueberlastung die Zuckungen *C* und *R* auf null oder auf eine minimale Höhe herabdrückt. Dieses Verfahren lehrte, dass in der That im Versuch *B* die erregenden Wirkungen im Uebergewicht waren. Der Unterschied in den Versuchsbedingungen von *A* und *B* bestand nun darin, dass in *A* der Prüfungsreiz sehr nahe der vom constanten Strom gereizten Strecke angebracht war, während er in *B* näher dem Muskel lag. Die Versuche zeigen also, dass bei einem und demselben Reizungsvorgange an der einen Nervenstrecke die hemmenden, an der andern die erregenden Wirkungen überwogen[1]).

In allen diesen Fällen hängt es übrigens von der Art der Prüfung ab, welche der einander widerstrebenden Wirkungen, ob die erregende oder hemmende, deutlicher nachweisbar ist. Durchweg sind schwache Reize günstiger zur Nachweisung der Hemmung, stärkere zur Nachweisung der Erregung. Prüft man aber den nämlichen Reizungsvorgang abwechselnd mit schwachen und mit starken Reizen, so ergibt sich, dass bei den meisten Reizungen während des größten Theils ihres Verlaufs sowohl die erregenden wie die hemmenden Wirkungen gesteigert sind: denn in derselben Reizungsperiode, in welcher der Effect schwacher Prüfungsreize ganz unterdrückt wird, kann der Effect starker Prüfungsreize vermehrt sein[2]).

Um für das Verhältniss, in welchem in jedem Moment der Reizungsperiode die hemmenden zu den erregenden Wirkungen stehen, ein gewisses Maß zu gewinnen, wird man hiernach am geeignetsten constant erhaltene Reize von mäßiger Stärke benutzen, die für Hemmung und Erregung ungefähr gleich empfindlich sind. Solche Versuche zeigen nun, dass der Reizungsvorgang, welcher sich nach Einwirkung eines momentanen Reizes, z. B. eines elektrischen Stromstoßes oder einer mechanischen Erschütterung, entwickelt, folgenden Verlauf nimmt. Im Moment des Eintritts der Reizung und kurz nach demselben reagirt der Nerv gar nicht auf den schwachen Prüfungsreiz: ob der letztere einwirkt oder nicht, der Vorgang läuft in der nämlichen Form ab[3]). Lässt man also zuerst einen Reiz *R*

---

1) Versuche über die Superposition zweier Zuckungen hat zuerst Helmholtz ausgeführt (Monatsber. der Berliner Akad. 1854, S. 328). Er fand, im Widerspruch mit dem oben verzeichneten Resultat, dass immer nur eine einfache Addition der Zuckungen stattfinde. Das stärkere Ansteigen der Summationszuckung ist auch von Kronecker und Stanley Hall bestätigt worden (Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 19 f.). Ebenso stimmen die Versuche von M. von Frey (ebend. 1888, S. 213) und J. von Kries (im gleichen Bande S. 537) in allen wesentlichen Punkten mit meinen Ergebnissen überein.

2) Mechanik der Nerven I, S. 109 ff.

3) Ebend. S. 63 und 100.

(Fig. 76), dann einen Reiz *C* und endlich die beiden Reize *R*, *C* gleichzeitig auf die nämliche Stelle oder auf zwei von einander nicht allzuweit entfernte Stellen des Nerven einwirken, so fällt die im dritten Fall gezeichnete Zuckung *RC* genau mit der stärkeren der beiden Zuckungen *R* oder *C*, in unserm Beispiel (Fig. 76 *A*) mit *R*, zusammen. Derselbe Erfolg tritt ein, wenn man zwischen den Momenten *a*, *b* der Reizung nur eine sehr kurze Zeit verfließen lässt. Sobald aber diese Zwischenzeit um ein merkliches wächst, so übertrifft die combinirte Zuckung die beiden einfachen, und noch ehe der Zeitunterschied die gewöhnliche Zeit der latenten Reizung erreicht, kann leicht *RC* die Summe der beiden Zuckungen *R* und *C* übertreffen, namentlich wenn man sehr schwache Reize wählt, welche nur minimale Zuckungen auslösen (Fig. 76 *B*). Dieses Anwachsen der Reizbarkeit nimmt nun zu bis zu einem Zeitmoment, der ungefähr dem Höhepunkt der Zuckung entspricht, um dann einer Wiederabnahme Platz zu machen; doch ist noch eine längere Zeit nach dem Ende der Zuckung die gesteigerte Reizbarkeit nachzuweisen. Die Fig. 74 S. 253 zeigt diesen weiteren Verlauf vollständig. Demnach lässt sich der zeitliche Verlauf des Reizungsvorganges im allgemeinen in drei Stadien trennen: in das der Unerregbarkeit, der wachsenden und der wiederabnehmenden Erregbarkeit.

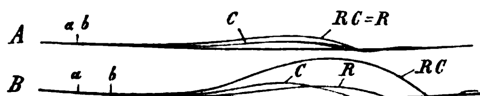


Fig. 76.

Häufig kommt es vor, dass das letztere Stadium durch eine kurze Zeitperiode unterbrochen wird, während deren plötzlich die Reizbarkeit stark abnimmt, um dann rasch abermals anzusteigen. Diese Abnahme fällt immer mit dem Ende der Zuckung zusammen, sie gibt sich wegen

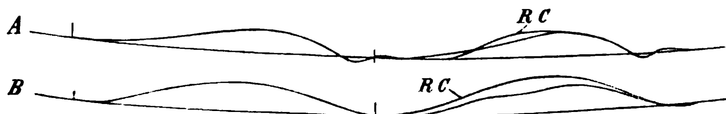


Fig. 77.

der Schnelligkeit, mit der sie vergeht, nur in einer vergrößerten Latenz des Prüfungsreizes zu erkennen, und sie ist regelmäßig nur bei sehr leistungsfähigen Nerven anzutreffen. Sobald der Nerv ermüdet, schwindet daher diese Erscheinung. Eine solche vorübergehende Hemmung nach Ablauf der Zuckung ist in Fig. 77 *A* sichtbar. Die Zuckung links entspricht dem untersuchten Reizungsvorgang, rechts gehört die nicht

bezeichnete Zuckung der einfachen Einwirkung des Prüfungsreizes an, *RC* ist die vom letzteren unter dem Einfluss der vorausgegangenen Reizung ausgelöste Zuckung. In *A* ist der Nerv im frischen, vollkommen leistungsfähigen Zustande, in *B* derselbe Nerv nach der Ermüdung durch mehrmalige Reize untersucht worden [1]).

Diese Abhängigkeit der vorübergehenden Hemmungen von der Leistungsfähigkeit der Nerven beweist zugleich, dass es sich hier nicht etwa um eine Erscheinung handelt, welche durch die Trägheit der Muskelsubstanz bedingt ist. Wäre letzteres der Fall, so könnte nicht im einen Fall nach dem Ablauf der Zuckung die Hemmung erscheinen, im andern dagegen ausbleiben, obgleich sich im Verlauf der durch die untersuchte Reizung ausgelösten Muskelcontraction nichts wesentliches geändert hat. Anders verhält es sich allerdings mit dem in den Anfang der Reizung fallenden Stadium der Unerregbarkeit. Dieses kann theilweise davon herrühren, dass der Muskel, nachdem die Reizung in ihm angelangt ist, eine gewisse Zeit braucht, um in den contrahirten Zustand überzugehen. Aber theilweise kommt die Erscheinung jedenfalls auch auf Rechnung der hemmenden Kräfte des Nerven. Der Beweis hierfür liegt darin, dass die Dauer jenes Stadiums wesentlich von der Beschaffenheit des auf den Nerven wirkenden Reizes abhängt: dasselbe ist z. B. durchweg beträchtlich verlängert bei demjenigen Erregungsvorgang, welcher zur Seite der Anode des constanten Stromes abläuft.

In Bezug auf das Verhältniss der erregenden und hemmenden Wirkungen lässt demnach der ganze Verlauf der Reizungsvorgänge folgendermaßen sich darstellen. Mit dem Eintritt des Reizes beginnen im Nerven gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen. Davon überwiegen zunächst die letzteren bedeutend. Im weiteren Verlauf aber wachsen sie langsamer, während die erregenden schneller zunehmen. Häufig behalten diese ihr Uebergewicht, bis der ganze Vorgang vollendet ist. Ist ein sehr leistungsfähiger Zustand vorhanden, so kommen jedoch unmittelbar nach dem Ablauf der Zuckung noch einmal vorübergehend die hemmenden Wirkungen zur Geltung. Die letztere Thatsache zeigt, dass der Vorgang kein vollkommen stetiger ist, sondern dass der rasche Effect der erregenden Wirkungen, wie er bei der Zuckung stattfindet, immer eine Reaction hemmender Wirkungen nach sich zieht. Das Freiwerden der Erregung gleicht einer plötzlichen Entladung, wobei rasch die für dieselbe disponibeln Kräfte verbraucht werden, so dass während einer kurzen Zeit die entgegengesetzten Kräftewirkungen zum Uebergewicht gelangen. Die Fig. 78 versucht, diesen Verlauf der Vorgänge graphisch zu versinnlichen. Bei *rr'*

---

1) Ebend. S. 86, 190, 200.

liegt der Moment der Reizung, die Curve *ab* stellt den Gang der erregenden, die Curve *cd* den Gang der hemmenden Wirkungen dar, wobei im letzteren Fall die Stärke der Hemmung durch die Größe der abwärts gerichteten (negativen) Ordinaten der Curve *cd* gemessen wird. Wir nehmen an, dass schon vor der Einwirkung des Reizes erregende und hemmende Antriebe im Nerven vorhanden sind, die sich aber das Gleichgewicht halten: wir setzen sie den Ordinaten *xa* und *xc* proportional. Die Erregungscurve macht in dem Zeitmoment *m*, der dem Ende der Zuckung entspricht, entweder eine rasche Biegung unter die Abscissenlinie (der vorübergehenden Hemmung entsprechend), oder sie setzt (wie die unterbrochene Linie andeutet) continuirlich ihren Verlauf fort. Die Hemmungscurve zeichnet durch rascheres Ansteigen in ihrem Anfang sich aus. Was wir **Leistungsfähigkeit** des Nerven nennen, ist nun augenscheinlich eine gleichzeitige Function von Hemmung und Erregung. Je leistungsfähiger der Nerv ist, um so mehr sind in ihm sowohl die hemmenden wie die erregenden Kräfte gesteigert. Beim erschöpften Nerven sind beide, vorzugsweise aber die hemmenden Kräfte vermindert. Hier ist daher die Reizbarkeit größer, die vorübergehenden Hemmungen nach Ablauf der Zuckung sind nicht mehr wahrnehmbar, der ganze Verlauf der Zuckung ist gedehnter, und diese hinterlässt noch eine längere Zeit gesteigerte Reizbarkeit. Aber die Abnahme auch der erregenden Kräfte spricht sich in der geringeren Höhe der auf stärkere Reize erfolgenden Zuckungen und in dem langsameren Eintritt der letzteren aus. Ebenso ist das Stadium der latenten Reizung von längerer Dauer, der Nerv bedarf also mehr Zeit, um die zur Auslösung der Muskelzuckung erforderlichen Kräfte zu sammeln[1]). Erscheinungen, welche denjenigen gleichen, durch welche sich der herabgesetzte Kräftezustand verräth, lassen sich durch die Einwirkung der Kälte hervorbringen, wogegen der Einfluss einer höheren Temperatur umgekehrt in Symptomen sich äußert, die dem Zustand hoher Leistungsfähigkeit ähnlich sind. Freilich besteht der Unterschied, dass die Wärmezufuhr den Kräftevorrath nicht ersetzen

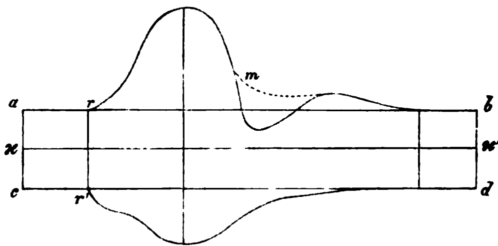


Fig. 78.

1) Um die beiden hier geschilderten Zustände des Nerven kurz zu bezeichnen, habe ich denjenigen, in welchem der innere Kräftevorrath herabgesetzt ist, den **asthenischen**, den entgegengesetzten den **sthenischen** Zustand genannt. (A. a. O. S. 43 und 242.)

kann, dass also, indem durch sie während einer kurzen Zeit der Nerv zu bedeutenden Leistungen fähig ist, nur um so rascher die inneren Kräfte desselben verbraucht werden[1]).

Einer besondern Erwähnung bedarf noch die Reizung durch den constanten galvanischen Strom. Dieser wirkt im allgemeinen sowohl bei seiner Schließung wie bei seiner Oeffnung erregend auf den Nerven, in beiden Fällen ist aber der Reizungsvorgang im Bereich der Anode ein wesentlich anderer als im Bereich der Kathode. In der Nähe der letzteren sind bei Strömen von nicht allzu bedeutender Stärke die der Schließung zunächst folgenden Vorgänge von derselben Beschaffenheit, wie sie nach momentanen Reizen in der ganzen Länge des Nerven gefunden werden; der einzige Unterschied besteht darin, dass die erregenden und hemmenden Wirkungen in ermäßigtem Grade fortdauern, so lange der Strom geschlossen ist, indem zugleich fortwährend die Erregung im Uebergewichte bleibt. Anders verhält es sich aber in der Nähe der Anode: hier sind hemmende Kräfte von bedeutender Stärke wirksam, welche mit der Stromintensität weit rascher zunehmen als die erregenden Wirkungen, so dass bei etwas stärkeren Strömen, falls die Anode gegen den Muskel hin liegt, die an ihr stattfindende Hemmung die Fortpflanzung der an der Kathode beginnenden Erregung zum Muskel hindert. In Folge davon nimmt mit der Verstärkung des aufsteigend gerichteten Stromes die Schließungszuckung sehr bald wieder ab und verschwindet endlich ganz. Die anodische Hemmung beginnt an der Anode im Moment der Schließung, sie breitet sich dann langsam und allmählich abnehmend in weitere Entfernung aus. Je nach der Stromstärke durchläuft sie nämlich nur zwischen 80 und 500 mm in der Sec., bleibt also weit hinter dem mit einer Schnelligkeit von 26—32 Meter forteilenden Erregungsvorgang zurück. Mit der Stärke des Stromes nimmt die Geschwindigkeit der Hemmung bedeutend zu, und sie überschreitet nun auch den Bereich der Kathode. Bei der Oeffnung des Stromes verschwinden die während der Schließung vorhandenen Unterschiede mehr oder weniger rasch, und zugleich kommen an der Kathode vorübergehend die hemmenden Wirkungen zum Uebergewichte: in diesem Ausgleichungsvorgange besteht die Oeffnungsreizung. Sie geht vorzugsweise von der Gegend der Anode aus, wo die während der Schließung bestandene Hemmung in Erregung umschlägt, eine Schwankung, die um so rascher geschieht, je stärker der Strom war. Die Eigenthümlichkeit der vom constanten Strom ausgelösten Reizungsvorgänge lässt hiernach im allgemeinen dahin sich feststellen, dass die erregenden und hemmenden Wirkungen, die bei andern Reizungen sich gleichmäßig über

1) Ebend. S. 208.

den Nerven verbreiten, nach der Lage der Elektroden sich scheiden, indem bei der Schließung in der Gegend der Kathode die erregenden, in der Gegend der Anode die hemmenden Kräfte überwiegen, bei der Oeffnung aber eine Ausgleichung stattfindet, welche vorübergehend die entgegengesetzte Kräftevertheilung herbeiführt[1].

Die dauernden Wirkungen des constanten Stromes zur Seite der beiden Elektroden wurden zuerst von PFLÜGER nachgewiesen. Auch fand er bereits im allgemeinen, dass die katelektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit nahezu momentan, die anelektrotonischen dagegen verhältnissmäßig langsam sich ausbreiten[2]. Mit Hülfe des oben angegebenen Versuchsverfahrens[3] habe ich sodann den zeitlichen Verlauf der Vorgänge sowohl bei Reizung mit dem constanten Strom wie mit andern Erregungsmitteln näher verfolgt. Hinsichtlich des constanten Stroms gelangten TSCHIRJEW[4] sowie HERMANN und seine Schüler[5] zu nicht ganz übereinstimmenden Ergebnissen, indem der erstere eine der gewöhnlichen Fortpflanzung der Reizung annähernd gleiche Geschwindigkeit der Hemmungswelle, die letzteren sogar einen momentanen Eintritt der extrapolaren Veränderungen zu finden glaubten. Die Resultate dieser Beobachter sind aber insofern mit meinen Versuchen nicht vergleichbar, als sich dieselben lediglich darauf beschränkten, gleichzeitig mit dem Schließen eines aufsteigenden constanten Stroms zur Seite der positiven Elektrode einen schwachen Reiz anzuwenden, der ohne den constanten Strom nur eine minimale Zuckung auslöste. Sie beobachteten dann, dass diese Zuckung entweder sehr schnell nach dem Eintritt des Stromes (TSCHIRJEW) oder gleichzeitig mit demselben (HERMANN) unterdrückt wurde. Damit ist höchstens bewiesen, dass die ersten Spuren der Hemmungswelle schon sehr bald oder sogar in einer für die angewandten Messvorrichtungen verschwindenden Zeit in einer von der Anode nicht allzu weit entfernten Strecke zu bemerken sind. Ueber das allmähliche Anwachsen dieser Welle können aber nur Beobachtungen Aufschluss geben, bei denen man successiv in verschiedenen Entfernungen von der Anode einen nicht-minimalen Prüfungsreiz anwendet und nun aus dem allmählichen Abnehmen der Zuckung den zeitlichen Verlauf der sich entwickelnden Vorgänge entnimmt, wie dies z. B. die Figg. 4, 5 und 7 (S. 26, 36, 52) meiner Arbeit deutlich zeigen. Die obigen Zahlen für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Hemmungswelle beziehen sich daher auch lediglich auf die Zeit, die bis zum vollen Eintritt der anodischen Hemmung verfließt. Für die Fortpflanzung der elektrischen Veränderungen des Elektrotonus fand auch BERNSTEIN[6] die verhältnissmäßig geringe Geschwindigkeit von 8—9 Meter in der Secunde.

---

1) Vgl. die ausführlichere Zusammenstellung der Ergebnisse über die Reizung durch den constanten Strom in meinen Untersuchungen S. 223 ff.
2) PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859.
3) Die nähere Beschreibung desselben a. a. O. S. 4 ff.
4) Archiv f. Physiologie 1879, S. 525 ff.
5) PFLÜGER's Archiv XXI, S. 446 ff.
6) Monatsber. der Berliner Akad. 1880, S. 186.

3. Theorie der Nervenerregung.

Als wir oben den wahrscheinlichen Molecularzustand des Nerven ins Auge fassten, haben wir gesehen, dass in demselben fortwährend positive und negative Moleculararbeit geleistet wird. Die positive Moleculararbeit allein würde entweder als frei werdende Wärme oder als äußere Arbeit, z. B. Muskelzuckung, sich zu erkennen geben; die negative Moleculararbeit würde ein Verschwinden solcher Arbeitsleistungen, Latentwerden von Wärme oder Hemmung einer ablaufenden Muskelreizung, bedingen. Das Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Moleculararbeit aber führt den stationären Zustand des Nerven mit sich, in welchem weder die Temperatur desselben geändert noch eine äußere Arbeit geleistet wird. Wenn wir nun unter dem Einfluss eines äußeren Reizes einen Vorgang entstehen sehen, welcher entweder eine Muskelzuckung hervorruft oder auch nur dem prüfenden Reize gegenüber als gesteigerte Reizbarkeit sich kundgibt, so bedeutet dies offenbar, dass die positive Moleculararbeit zugenommen hat. Wenn umgekehrt eine ablaufende Muskelzuckung gehemmt wird oder die Reaction gegen einen Prüfungsreiz abnimmt, so bedeutet dies, dass die negative Moleculararbeit größer geworden ist. Somit kommen wir zu dem allgemeinen Satze: durch den Anstoß des Reizes wird sowohl die positive wie die negative Moleculararbeit des Nerven vergrößert. Nach den früher geführten Erörterungen werden wir uns also vorstellen, dass der Reizanstoß sowohl die Vereinigung der Atome complexer chemischer Molecüle zu festeren Verbindungen als auch den Wiederaustritt aus diesen und die Rückkehr in losere und zusammengesetztere Verbindungen beschleunigt. Auf der Restitution dieser complexen Molecüle beruht die Erholung des Nerven, aus der Verbrennung zu festeren und schwerer zersetzbaren Verbindungen geht seine Arbeitsleistung hervor, auf ihr beruht aber auch seine Erschöpfung. Aeußere Arbeit, Muskelzuckung oder Erregung von Ganglienzellen, kann der Reiz nur dadurch herbeiführen, dass er die positive Moleculararbeit stets in bedeutenderem Grade als die negative beschleunigt. Aus der ersteren wird dann jene Arbeit der Erregung hervorgehen, welche an bestimmte Organe übertragen noch weiter in andere Formen von Arbeit transformirt werden kann. Zugleich müssen sich positive und negative Moleculararbeit in der durch das Verhältniss der erregenden und hemmenden Wirkungen bestimmten Folge über die Zeit vertheilen. Zunächst folgt also, dem Stadium der Unerregbarkeit entsprechend, eine Anhäufung vorräthiger Arbeit, indem der Reizanstoß zahlreiche Molecüle aus ihren

bisherigen Verbindungen löst. Hierauf beginnt eine Verbrennung, welche von den losgerissenen Theilchen ausgeht und dann die leicht verbrennlichen Bestandtheile der Nervenmasse überhaupt ergreift, wobei also eine große Menge vorräthiger sich in wirkliche Arbeit umwandelt. Geschieht diese Verbrennung sehr schnell, so überwiegt nachher wieder während einer kurzen Zeit die negative Moleculararbeit, die Restitution complexer Molecüle (vorübergehende Hemmungen). Im allgemeinen aber bleibt nach dem Ablauf der Zuckung noch längere Zeit ein Ueberschuss positiver Moleculararbeit, der sich in der verstärkten Wirkung eines hinzutretenden zweiten Reizes kundgibt. Die nämlichen Curven, durch welche wir uns die Beziehungen von Erregung und Hemmung versinnlichten, gelten daher auch für das Verhältniss der positiven zur negativen Moleculararbeit (Fig. 78, S. 258). Das Gleichgewicht zwischen beiden während des Ruhezustandes wird durch die Gleichheit der Anfangs- und Endordinaten xa, xc und $x'b$, $x'd$ angedeutet. Im allgemeinen ist aber der innere Zustand des Nerven, nachdem der Reizungsvorgang abgelaufen ist, nicht mehr genau derselbe wie vorher, denn es ist nicht nur in jedem Moment der Reizung das Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Arbeit gestört, sondern es ist auch im ganzen mehr an positiver Arbeit ausgegeben, als an negativer, an Arbeitsvorrath gewonnen worden. Dies spricht sich darin aus, dass der Flächenraum der obern Curve größer als derjenige der untern ist, ein Unterschied, der um so bedeutender wird, je mehr der Nerv sich erschöpft. Mit der Zeit wird dieser immer unfähiger zu jener Restitution seiner zusammengesetzten Bestandtheile, auf welcher die Wiederherstellung seiner Arbeitsfähigkeit beruht. Der leistungsfähige Nerv erholt sich daher leichter, und je erschöpfter der Nerv schon ist, um so erschöpfender wirken neue Reizungen.

Von der ganzen Summe positiver Moleculararbeit, welche durch den Reiz im Nerven frei wird, wandelt sich ohne Zweifel immer nur ein Theil in erregende Wirkungen um oder geht, wie wir uns ausdrücken können, über in Erregungsarbeit, ein anderer Theil mag zu Wärme, ein dritter wieder zu vorräthiger (negativer) Arbeit werden. Die Erregungsarbeit ihrerseits wird nur zum Theil zur Auslösung äußerer Reizeffecte, Muskelzuckung oder Reizung von Ganglienzellen, verwendet, da während der Zuckung und nach derselben immer noch gesteigerte Reizbarkeit besteht. Ein neu hinzutretender Reiz findet daher immer noch einen Ueberschuss von Erregungsarbeit vor. Erfolgt kein neuer Reizanstoß, so geht jener Ueberschuss höchst wahrscheinlich in Wärme über. Nachdem zunächst an der gereizten Stelle die Erregungsarbeit entstanden ist, wirkt sie auf die benachbarten Theile, wo nun ebenfalls die vorhandene Moleculararbeit sich theilweise in Erregungsarbeit umsetzt u. s. f. Nun hat aber der

durch den momentanen Reiz ausgelöste Vorgang immer eine längere Dauer. Während also Erregungsarbeit ausgelöst wird, fließen der betreffenden Stelle neue Reizanstöße aus ihrer Nachbarschaft zu. So erklärt sich jenes Anschwellen der Erregung, welches wir bei der Reizung verschiedener Punkte des Nerven wahrnahmen (S. 251).

Die Reizung durch den constanten Strom unterscheidet sich lediglich dadurch, dass bei ihr die Summen positiver und negativer Moleculararbeit nicht gleichförmig vertheilt sind, sondern dass, während der Strom geschlossen ist, in der Gegend der Anode die negative, in der Gegend der Kathode die positive Moleculararbeit überwiegt. Dieser Gegensatz wird begreiflich, wenn man erwägt, dass es hier die Elektrolyse ist, welche die inneren Veränderungen des Nerven herbeiführt. An der positiven Elektrode werden elektronegative, an der negativen elektropositive Bestandtheile ausgeschieden. An beiden Orten wird also durch die Arbeit des elektrischen Stromes Dissociation herbeigeführt. In Folge derselben muss zunächst Arbeit verschwinden; aber sobald die losgerissenen Theilmolecüle die Neigung haben, unter sich festere Verbindungen einzugehen, als aus denen sie ausgeschieden wurden, so kann auch die positive Moleculararbeit zunehmen, d. h. es kann ein Theil der verschwundenen Arbeit wieder frei werden. Die Reizungserscheinungen führen nun zu dem Schlusse, dass das erstere regelmäßig in der Gegend der Kathode, das zweite in der Nähe der Anode stattfindet. Die näheren chemischen Vorgänge sind uns hierbei noch unbekannt, aber an Beispielen eines analogen Kräftewechsels aus dem Gebiet der elektrolytischen Erscheinungen fehlt es nicht. So scheidet sich bei der Elektrolyse des Zinnchlorürs an der Kathode Zinn aus, in welchem die zu seiner Trennung angewandte Arbeit als Arbeitsvorrath verbleibt, an der Anode dagegen erscheint Chlor, das sich sogleich mit dem Zinnchlorür zu Zinnchlorid verbindet, wobei Wärme frei wird. Aehnliche Erfolge können überall eintreten, wo die Producte der Elektrolyse chemisch auf einander einwirken. Bei der Oeffnung des durch eine Nervenstrecke fließenden Stromes erfolgt wegen der Polarisirung derselben eine schwächere elektrolytische Zersetzung in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung, die im Verein mit der allmählichen Ausgleichung der chemischen Unterschiede die Erscheinungen der Oeffnungsreizung verursacht.

Was die Beziehung der hier in ihrem allgemeinen Mechanismus geschilderten Vorgänge zu den elektrischen Veränderungen des gereizten Nerven betrifft, so ist die Thatsache beachtenswerth, dass nach den Untersuchungen von Bernstein[1]) die Schwankung des Nervenstroms, die einer

1) Pflüger's Archiv I, S. 190. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. Heidelberg 1871, S. 30.

momentanen Reizung des Nerven nachfolgt, durchschnittlich schon 0,0006 bis 0,0007 Sec. nach dem Eintritt des Reizes ihr Ende erreicht hat, somit vollständig in das Stadium der Unerregbarkeit des Nerven fällt [1]). Die Schwankung hängt daher wahrscheinlich mit den hemmenden Kräften oder mit dem Uebergang positiver in negative Moleculararbeit zusammen. Die Art dieses Zusammenhangs bedarf aber noch der näheren Aufklärung, ehe an eine theoretische Verwerthung der elektrischen Vorgänge zu denken ist.

4. Einfluss der Centraltheile auf die Erregungsvorgänge.

Um die Vorgänge in der centralen Nervensubstanz zu untersuchen, gehen wir von der Reizung des peripherischen Nerven aus und suchen zu ermitteln, in welcher Weise deren Verlauf abgeändert wird, wenn sie Centraltheile durchwandern muss. Am einfachsten lässt dieser Versuch mittelst der Untersuchung der Reflexerregungen sich ausführen. Man reizt zunächst durch einen Stromstoß von geeigneter Stärke eine motorische Nervenwurzel, deren Zusammenhang mit dem Rückenmark und den ihr zugehörigen Muskeln erhalten blieb; dann wird ebenso der centrale Stumpf irgend einer sensibeln Wurzel gereizt. Die beiden Zuckungen werden vom Muskel aufgezeichnet, und zugleich wird der Versuch so eingerichtet, dass der Zeitpunkt der Reizung dem nämlichen Punkt der Abscissenlinie beider Zuckungscurven entspricht. Die Unterschiede im Eintritt und Verlauf der zwei Zuckungen geben uns dann ein Maß für den Einfluss der zwischenliegenden centralen Substanz.

Zunächst macht man hierbei die Beobachtung, dass es bedeutend stärkerer Reize bedarf, um von einer sensibeln Wurzel aus Zuckung hervorzubringen. Wählt man möglichst instantane Stromstöße, z. B. Inductionsschläge, so ist es sogar häufig gar nicht möglich überhaupt Reflexzuckungen auszulösen, da man zu Strömen von solcher Stärke greifen müsste, dass Stromesschleifen auf das Rückenmark befürchtet werden müssten [2]). Ist aber die Reflexreizbarkeit groß genug, um den Versuch ausführen zu können, so wiederholen sich an den beiden Zuckungen in stark vergrößertem Maßstabe jene Unterschiede, die uns bei der Reizung

1) Die Schwankung des Muskelstromes ist von etwas längerer Dauer: sie nimmt etwa 0,004″ in Anspruch (BERNSTEIN, Untersuchungen S. 64), eine Zeit, die aber gleichfalls noch innerhalb der Grenzen des Stadiums der Unerregbarkeit liegt.

2) Um eine für länger dauernde Versuchsreihen ausreichende Reflexerregbarkeit zu erhalten, bedient man sich daher zweckmäßig einer Hülfsvergiftung mit minimalen Dosen (0,002 bis höchstens 0,004 Milligr.) Strychnin. Durch eigens zu diesem Zweck angestellte Versuche habe ich mich überzeugt, dass durch minimale Mengen des Giftes der zeitliche Verlauf der Reflexzuckungen nicht abgeändert wird. Vgl. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren, II, S. 9 f. Stuttgart 1876.

zweier verschieden weit vom Muskel entfernter Stellen des Bewegungsnerven entgegengetreten sind (vgl. Fig. 73). Die Reflexzuckung tritt nämlich außerordentlich verspätet ein, und sie ist von viel längerer Dauer. Reizt man z. B. eine motorische und eine sensible Wurzel, die in gleicher Höhe und auf der nämlichen Seite in das Mark eintreten, und wählt man die beiden Reize so, dass die Zuckungshöhen gleich werden, so zeigen die zwei Curven den in Fig. 79 dargestellten Verlauf. Ein wesentlicher Unterschied von den an verschiedenen Stellen des motorischen Nerven ausgelösten Zuckungen liegt hier nur darin, dass, um der Reflexzuckung die gleiche Höhe zu geben, nicht ein schwächerer, sondern ein stärkerer Reiz gewählt werden musste. Die Unterschiede im Verlauf der Erregung sind aber hier so bedeutend, dass sie ihren Charakter nicht ändern, wie man auch die Intensität der Reize wählen möge. Zwar nimmt mit der Verstärkung der Reize nicht nur die Höhe, sondern auch die Dauer der Zuckungen zu, während sich die Zeit der latenten Reizung vermindert. Aber die schwächsten Reflexzuckungen zeigen immer noch eine verlängerte Dauer

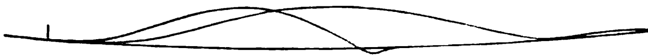


Fig. 79.

und die stärksten einen verspäteten Eintritt, auch wenn man jene mit den stärksten und diese mit den schwächsten directen Zuckungen vergleicht[1]. Die Zeit, welche die Reizung braucht, um von einer sensibeln Wurzel bis in eine motorische zu gelangen, wird nun offenbar durch die Zeitdifferenz zwischen dem Beginn der beiden Zuckungen, der directen und der reflectorischen, angegeben, und bei der Kürze der Nervenwurzeln wird nur ein verschwindender Theil dieser Zeit auf Rechnung der peripherischen Leitung zu setzen sein: wir können daher jene Zeitdifferenz einfach als die Reflexzeit bezeichnen. Zu ihrer Bestimmung wird man aber wegen der Abhängigkeit der latenten Reizungen von der Stärke der Reize wiederum, wie bei der Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den peripherischen Nerven, nur solche Versuche auswählen dürfen, in denen die Höhe der beiden Zuckungen gleich groß war.

Dies vorausgesetzt lässt sich nun die Reflexzeit unter verschiedenen Bedingungen untersuchen. Der einfachste Fall besteht in der schon in Fig. 79 zur Darstellung gekommenen Uebertragung von einer sensibeln auf eine dem nämlichen Nervenstamm angehörige motorische Wurzel: wir wollen dies als den Fall der gleichseitigen Reflexerregung

1) Nur in ganz seltenen Fällen zeigt sich bei maximaler Reflexerregung und minimaler motorischer Reizung eine Ausnahme von dieser Regel, s. a. a. O. S. 21.

bezeichnen. Daran schließt sich die Fortpflanzung des Reizes von einer sensibeln Wurzel auf eine in gleicher Höhe, aber auf der entgegengesetzten Seite aus dem Rückenmark austretende motorische: wir nennen dies die quere Reflexerregung. Dazu kommt endlich drittens die Fortpflanzung in der Höhenrichtung des Rückenmarks, die Höhenleitung der Reflexe, also z. B. die Uebertragung von der sensibeln Wurzel eines Armnerven auf die motorische eines Beinnerven. In jedem dieser drei Fälle ist die Reflexzeit von der Stärke der Erregungen nicht in merklichem Grade abhängig. Sie ist, wie vorauszusehen war, relativ am kleinsten bei der gleichseitigen Reflexerregung, wo sie unter normalen Verhältnissen 0,008—0,015 Secunden beträgt [1]). Sie ist aber, was man vielleicht nicht erwartet hätte, bei der Querleitung relativ größer als bei der Höhenleitung. Vergleicht man nämlich den queren mit dem gleichseitigen Reflex, so beträgt die Verzögerung des ersteren gegen den letzteren durchschnittlich 0,004 Sec. Vergleicht man aber den durch Reizung einer sensibeln Armnervenwurzel im Schenkel ausgelösten abermals mit dem gleichseitigen Reflex, so bleibt die Verzögerung in der Regel etwas unter jenem Werthe [2]). Da nun im zweiten Fall die Reizung mindestens eine 6 bis 8 Mal größere Weglänge zurückzulegen hat als im ersten, so ist ersichtlich, dass die Verzögerung bei der Querleitung sehr viel beträchtlicher sein muss als bei der Höhenleitung. Man wird dies wohl darauf beziehen dürfen, dass die Höhenleitung großentheils durch die longitudinal verlaufenden Markfasern geschieht, während die Querleitung fast ganz durch das Gangliennetz der grauen Substanz geschehen muss. Es bestätigen daher diese Vergleichsversuche den schon aus der langen Dauer der Reflexzeit sich mit Wahrscheinlichkeit ergebenden Schluss, dass die centralen Elemente dem Verlauf der Erregungen ungleich größere Widerstände entgegensetzen als die Nervenfasern. Der nämliche Schluss ergibt sich aus der weiteren Thatsache, dass auch in den Spinalganglien des Frosches eine Verzögerung der Leitung von durchschnittlich 0,003 Sec. stattfindet, sowie aus der damit im Zusammenhang stehenden Beobachtung, dass die sensibeln Nervenwurzeln reizbarer sind als die Nervenfasern unterhalb der Spinalganglien. Hierbei findet sich dann zugleich das bemerkenswerthe Verhältniss, dass die sensibeln Nervenausbreitungen in der Haut leichter erregbar sind als die zur Haut herantretenden Nervenzweige. Wie in den Spinalganglien Einrichtungen existiren, welche die Reizbarkeit der eintretenden Nerven vermindern, so müssen also in der Haut Einrichtungen gegeben sein, welche die entgegengesetzte Eigenschaft besitzen. Möglicherweise kommen hier jene peripherischen Ganglienzellen in Betracht, welche

1) A. a. O. S. 14 f.
2) Ebend. S. 30, 37.

bei allen Sinnesnerven nahe der Endigung vorkommen. Für die Nervenstämme und ihre Verzweigungen ist aber in Folge dessen die Reizbarkeit ein Minimum, eine Eigenschaft, welche offenbar in hohem Maße geeignet ist, die Centralorgane vor dem Zufluss zweckloser sensorischer Erregungen zu schützen[1]).

Die durch die zeitlichen Verhältnisse der Reflexleitung nahe gelegte Vorstellung, dass die centralen Elemente einerseits den ihnen zugeführten Erregungen größere Widerstände entgegensetzen, anderseits aber auch im Stande sind, eine größere Summe in ihnen selbst angesammelter Kraft zu entwickeln, empfängt nun ihre Bestätigung durch zahlreiche andere Erscheinungen. Hierher gehört zunächst die Thatsache, dass fast in allen Fällen, in denen nicht auf künstlichem Wege die Erregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wurde[2]), ein einzelner momentaner Reizanstoß keine Reflexzuckung auslöst, sondern dass hierzu wiederholte Reize erforderlich sind, worauf dann zugleich die Contraction einen tetanischen Charakter anzunehmen pflegt[3]). Innerhalb gewisser Grenzen tritt dabei der Reflex nach derselben Zahl von Einzelreizen auf, ob diese langsam oder schnell einander folgen[4]). Anderseits ist die Dauer eines Reflextetanus nicht, wie die der Contraction bei tetanischer Erregung des motorischen Nerven, unmittelbar von der Dauer der Reizung abhängig, sondern bei kürzer dauernder Reizung pflegt der Tetanus die Reizung zu überdauern, bei länger dauernder dagegen früher als dieselbe wieder zu verschwinden[5]). Eine weitere Erscheinung, welche die Unterschiede in den Reizbarkeitsverhältnissen der peripherischen und der centralen Nervensubstanz sehr deutlich zeigt, ist die folgende. Reizt man durch Inductionsschläge, die in nicht allzugroßer

---

1) A. a. O. S. 45 f.

2) Vgl. S. 264, Anm. 2.

3) Kronecker und Stirling, Berichte der k. sächs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Cl. 1874, S. 372. Wenn übrigens die genannten Beobachter angeben, dass sich die Reflexzuckung immer durch einen mehr tetanischen Charakter von der einfachen Muskelzuckung unterscheide (Archiv f. Physiologie 1878, S. 23), so kann ich dieser Angabe nicht zustimmen. Sie beruht offenbar darauf, dass Kronecker und Stirling die oben erwähnte minimale Hülfsvergiftung nicht anwandten und daher stärkerer Reize zur Erregung von Reflexen bedurften. Die einfache Reflexzuckung ist etwas länger dauernd, gleicht aber sonst in ihrem Verlauf vollständig der einfachen Muskelzuckung. Damit soll übrigens nicht gesagt sein, dass zwischen einfacher Zuckung und Tetanus überhaupt eine feste Grenze zu ziehen ist. Der in ihrem ansteigenden Theil beschleunigte Verlauf der einfachen Muskelzuckung lehrt, dass bei ihr mehrere auf einander folgende Erregungsstöße stattfinden.

4) So fand Ward (Archiv f. Physiol. 1880, S. 72), dass in der Regel 7—10 Einzelreize zur Auslösung einer Reflexzuckung genügten, und dass innerhalb der Grenzen eines Intervalls von 0,05—0,40 Sec. nur die Summe, nicht die zeitliche Geschwindigkeit der Einzelreize für den Eintritt der Reflexe bestimmend war, woraus zu schließen ist, dass jede Einzelerregung mindestens 0,4 Sec. in unveränderter Stärke bestehen bleibt.

5) Beaunis, Rech. expér. sur les conditions de l'activité cérébrale et sur la physiologie des nerfs. Paris 1884, p. 106.

Frequenz auf einander folgen, den motorischen Nerven, so geräth der zugehörige Muskel, wie zuerst HELMHOLTZ[1]) gezeigt hat, in Schwingungen von gleicher Frequenz, welche man als Ton wahrnehmen oder auch auf einem mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder mittelst einer passenden Vorrichtung aufzeichnen lassen kann. Reizt man nun in derselben Weise das Rückenmark, so geräth der Muskel ebenfalls in Schwingungen, aber die Vibrationsfrequenz ist bedeutend verlangsamt. Die Fig. 80 zeigt zwei auf diese Weise von KRONECKER und HALL gewonnene Schwingungscurven eines Kaninchenmuskels. Bei 42 Reizen in der Secunde zeichnete der Muskel, als der motorische Nerv gereizt wurde, die obere, als das unterhalb der medulla oblongata getrennte Rückenmark gereizt wurde, die untere Wellenlinie[2]). In nahem Zusammenhange hiermit steht die Beobachtung von BAXT, dass möglichst einfache Willkürbewegungen immer erheblich länger dauern als einfache Zuckungen, die durch Reizung eines motorischen Nerven ausgelöst werden. So fand z. B. BAXT an sich selbst, dass der Zeigefinger der rechten Hand in Folge einer Reizung durch den Inductionsstrom eine Bewegung in durchschnittlich 0,166″ ausführte, zu der bei willkürlicher Innervation 0,296″ erforderlich waren[3]).



Fig. 80.

Die größere Wirksamkeit oft wiederholter Reize auf das Rückenmark ist offenbar dadurch bedingt, dass jede Reizung eine Steigerung der Reflexerregbarkeit zurücklässt. Auch in dieser Beziehung bietet jedoch die centrale Substanz nur in verstärktem Maße Erscheinungen dar, die uns schon beim peripherischen Nerven begegnet sind. Dagegen scheint gewissen chemischen Wirkungen, die auf noch unbekannte Weise eine ähnliche Veränderung der Reizbarkeit hervorbringen können, nur die centrale Nervensubstanz zugänglich zu sein. Die Träger dieser Wirkungen sind die sogenannten Reflexgifte, unter denen das Strychnin wegen der Sicherheit, mit der es die Veränderungen herbeiführt, die erste Stelle einnimmt. Das Strychnin verdankt diese Eigenschaft wahrscheinlich dem Umstande, dass seine Wirkung sich fast ganz auf die centrale Substanz des Rückenmarks beschränkt, während andere Nervengifte theils in höheren Nervencentren, theils in peripherischen Nerven Veränderungen hervorbringen, welche den Einfluss auf das Rückenmark ganz oder theilweise aufheben können[4]).

1) HELMHOLTZ, Monatsberichte der Berliner Akademie 1864, S. 307.
2) KRONECKER und STANLEY HALL, Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 12.
3) Ebend. S. 17. Uebereinstimmende Resultate ergaben die Versuche von KRIES, Archiv f. Physiol. 1886. Supplementband S. 1 ff.
4) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, S. 64.

Die Wirkungen einer solchen Vergiftung sind nun im allgemeinen folgende: 1) Es genügen viel schwächere Reize, um Reflexzuckung auszulösen; bald wird sogar eine Grenze erreicht, wo die Reflexreizbarkeit größer wird als die Reizbarkeit des motorischen Nerven. 2) Schon bei den schwächsten Reizen, die eben Zuckung erregen, ist diese höher und namentlich länger dauernd als unter normalen Verhältnissen; bei gesteigerter Giftwirkung geht sie in eine tetanische Contraction über. 3) Der Eintritt der Zuckung wird immer mehr verspätet, so dass die Zeit der latenten Reizung auf mehr als das doppelte ihrer gewöhnlichen Dauer vergrößert werden kann. Zugleich nehmen die Unterschiede in der Zeit der latenten Reizung bei starken und schwachen Reizen enorm zu: auf der Höhe der Giftwirkung zeigt der Reflextetanus kaum Gradunterschiede mehr, ob man die stärksten oder die schwächsten Reize wählt, aber bei den letzteren ist der Eintritt desselben außerordentlich verspätet. Die Fig. 81 zeigt ein Beispiel dieser Veränderungen. Die Curve *A* ist im Anfang der Giftwirkung, die Curven *B* sind auf der Höhe derselben gezeichnet, *a* wurde

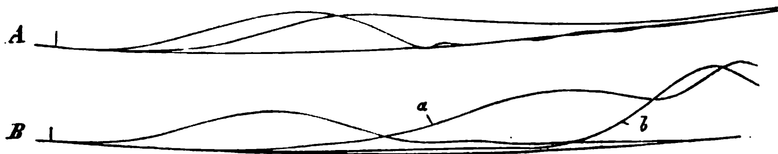


Fig. 81.

durch einen stärkeren, *b* durch einen schwächeren momentanen Reiz ausgelöst; in beiden Fällen ist wieder zur Vergleichung eine directe Zuckung ausgeführt worden. Diese Verlängerung der latenten Reizung steht ohne Zweifel in unmittelbarem Zusammenhang mit der gesteigerten Reizbarkeit. In der durch das Gift veränderten centralen Substanz kann offenbar der Reiz eine längere Zeit nachwirken, um, nach Ueberwindung der anfänglichen Hemmung, zuletzt die Erregung auszulösen. Es tritt hier etwas ähnliches ein wie bei der Summirung der Reizungen, nur fällt die Wiederholung des äußeren Reizes hinweg. Wir müssen demnach annehmen, dass der Reiz eine Menge auf einander folgender Reizungen hervorbringt, welche sich summirend schließlich Erregung bewirken. Dies führt zu der Vorstellung, dass in Folge der Veränderung die molecularen Hemmungsvorgänge nicht merklich alterirt worden sind, dass aber die positive Moleculararbeit nicht, wie es im normalen Zustande geschieht, alsbald nach ihrem Freiwerden ganz oder großentheils wieder gebunden wird, sondern dass sie allmählich sich anhäuft. Es ist bemerkenswerth, dass ähn-

liche, nur schwächere Wirkungen durch den Einfluss der Kälte auf das Rückenmark hervorgerufen werden[1]).

Diesen die Erregbarkeit der centralen Elemente steigernden Einflüssen stehen jene gegenüber, welche wir schon im vorigen Capitel als hemmende kennen lernten. Wir sahen dort Hemmungen der Reflexe eintreten, wenn andere sensorische Theile erregt werden (S. 179). Die erste Thatsache, welche die Aufmerksamkeit auf diese Einflüsse lenkte, war die längst bekannte Steigerung der Reflexerregbarkeit des Rückenmarks nach Abtragung des Gehirns. Von ihr ausgehend fand SETSCHENOW, dass die Reizung gewisser Hirntheile, des Thalamus, der Zweihügel und der medulla oblongata, beim Frosche den Eintritt der Reflexe aufhebt oder verzögert[2]). Er war daher geneigt anzunehmen, die Function der Hemmung sei auf bestimmte Centralgebiete beschränkt. Indem nun aber weiterhin die Untersuchung zeigte, dass auch die Reizung anderer sensibler Nerven sowie der sensorischen Rückenmarksstränge denselben Effect hervorbringt[3]), wurde diese Hypothese genöthigt, fast über das ganze Cerebrospinalorgan die Verbreitung solcher Hemmungscentren auszudehnen. Wenn jede sensorische Erregung durch die Reizung eines beliebigen andern sensorischen Elementes gehemmt werden kann, so erhält, wie GOLTZ[4]) mit Recht bemerkte, das Gebiet der Hemmung eine ebenso weite Ausdehnung wie das der sensorischen Erregung, und die Annahme specifischer Hemmungscentren ist hierdurch von selbst beseitigt. So lag es denn nahe, die Deutung der Hemmungserscheinungen an die bekannte Erfahrung anzuknüpfen, dass ein heftiger Schmerz gemildert wird, wenn eine andere Körperstelle ebenfalls von einem schmerzhaften Eindruck getroffen wird. HERZEN und SCHIFF glaubten diese Wechselwirkung verschiedener sensibler Erregungen als eine Ermüdungserscheinung auffassen zu dürfen, während sie dagegen

1) A. a. O. S. 56 f.

2) SETSCHENOW, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks. Berlin 1863. SETSCHENOW und PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865.

3) HERZEN, Sur les centres modérateurs de l'action reflexe. Turin 1864, p. 32. SETSCHENOW, Ueber die elektrische und chemische Reizung der sensibeln Rückenmarksnerven. Graz 1868, S. 40.

4) GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869, S. 44, 50. Dass auch durch andere als die von SETSCHENOW bezeichneten Hirntheile Reflexe gehemmt werden können, zeigte GOLTZ durch seinen Quakversuch: bei Fröschen, deren Großhirnlappen entfernt sind, löst leise Berührung der Rückenhaut fast mit mechanischer Sicherheit das Quaken aus, dieser Erfolg fehlt dagegen sehr häufig bei unverstümmelten Thieren. Hiernach scheinen also auch die Großhirnlappen hemmend auf die Reflexe wirken zu können. (GOLTZ a. a. O. S. 41.) Nach Versuchen von LANGENDORFF (Archiv f. Physiol. 1877, S. 133) und von BÖTTICHER (Ueber Reflexhemmung, Sammlung physiol. Abhandl. II. Reihe, Heft III) tritt übrigens derselbe Effect in Folge der Blendung der Thiere ein; möglicherweise ist daher bei der Wegnahme der Großhirnlappen die gleichzeitige Trennung der Sehnerven von Einfluss.

die Verstärkung der Reflexe nach dem Wegfall des Gehirns als eine Folge der Einengung der Erregung auf ein beschränkteres Centralgebiet betrachteten[1]). Aber mit dieser Erklärung treten zahlreiche Erscheinungen in Widerspruch. So findet man die Hemmungen um so stärker, je leistungsfähiger die Thiere sind, und umgekehrt werden sie durch die Ermüdung immer mehr herabgesetzt, so dass eine Erregung, die anfänglich einen Reflex hemmte, später, nach eingetretener Ermüdung, denselben verstärken kann[2]). Ferner wirkt die Entfernung des Gehirns nur bei dem Kaltblüter sofort verstärkend auf die Reflexe, bei Hunden dagegen hat jede Trennung des Centralorgans zunächst einen hemmenden Effect, der erst nach längerer Zeit verschwindet; es liegt nahe, diese Hemmung auf eine durch die Läsion gesetzte Reizung zu beziehen, welche erst nach eingetretener Heilung die reinen Folgen der Continuitätstrennung hervortreten lässt[3]).

Obgleich nun aber jede mögliche Empfindungsreizung, mag sie andere sensible Nerven oder sensible Centraltheile treffen, eine im Ablauf befindliche Reflexerregung hemmen kann, so tritt dies keineswegs unter allen Umständen ein, sondern es kann auch die hinzutretende Reizung umgekehrt den Reflex verstärken, ähnlich, wie dies dann immer geschieht, wenn etwa in einer motorischen Faser oder auch in einem motorischen Centralgebiet zwei Erregungen zusammentreffen. Bezeichnen wir ganz allgemein das Zusammentreffen zweier Reizungen im selben Centralgebiet als eine Interferenz der Reizungen, so ist das Ergebniss einer solchen Interferenz sensorischer Reizungen abhängig: 1) von dem Stadium, in welchem sich die eine Erregung befindet, wenn die andere beginnt: ist die durch die erstere ausgelöste Muskelzuckung noch im Ablauf begriffen oder eben erst abgelaufen, so findet in der Regel Verstärkung der Reizungen statt; hat dagegen die eine Reizung längere Zeit schon bestanden, so wird die nun hinzutretende zweite leichter gehemmt; 2) von der Stärke der Reize: starke Interferenzreize hemmen eine bestimmte Reflexerregung leichter als schwache, ja zuweilen wirken starke Reize auf die nämliche Erregung hemmend, welche durch schwache verstärkt wird; 3) von dem räumlichen Verhältniss der gereizten Nervenfasern: solche sensible Fasern, die in gleicher Höhe und auf derselben Seite des Rückenmarks eintreten, also ursprünglich einem und demselben Nervenstamm angehören, bewirken eine weit schwächere Hemmung, beziehentlich leichter eine verstärkte Erregung, als solche, die auf verschiedenen Seiten oder in verschiedener Höhe eintreten. Endlich ist noch 4) der Zustand des Centralorgans von wesentlichem Einflusse: je mehr die normale Leistungs-

1) Herzen a. a. O. p. 65.
2) Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, S. 87.
3) Goltz, Pflüger's Archiv XX, S. 3. Vgl. auch Freusberg, ebend. IX, S. 358 ff.

fähigkeit erhalten blieb, um so sicherer darf man unter sonst geeigneten Bedingungen Hemmung der Reflexe erwarten; je mehr Kälte, Strychnin und andere reflexsteigernde Gifte oder auch eine Kräfteabnahme des Nervensystems durch Ermüdung, mangelhafte Ernährung u. dergl. sich geltend machen, um so mehr tritt statt der Hemmung die wechselseitige Verstärkung der Reizungen hervor. Zunächst macht diese Abnahme der Hemmung sich darin geltend, dass es länger anhaltender und stärkerer Reize bedarf, um sie hervorzubringen; auch verschwindet sie immer zuerst für die Reizung der zur selben Wurzel gehörenden Nervenfasern; im Zustand äußerster Leistungsunfähigkeit oder erhöhter Kälte- und Strychninwirkung sind aber überhaupt gar keine Hemmungssymptome mehr zu beobachten [1].

Man könnte versucht sein, sich die hemmenden Wirkungen als eine der Interferenz der Licht- und Schallschwingungen analoge Interferenz oscillatorischer Reizbewegungen vorzustellen, bei der sich die zusammentreffenden Reizwellen ganz oder theilweise auslöschten [2]. Aber diese Annahme, die zudem über das einfache Auslöschen der Erregung, wie es z. B. in den vorderen Ganglienzellen des Rückenmarks bei Reizung der aus ihnen entspringenden motorischen Fasern stattfindet, gar keine Rechenschaft geben würde, findet in den über den Verlauf der Erregung bekannten Thatsachen keine Stütze. Dagegen weisen die wechselnden Erfolge der Reizinterferenz offenbar darauf hin, dass auch bei der Reizung centraler Elemente gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen ausgelöst werden. Zugleich ist es deutlich, dass hier die Hemmungserscheinungen weit ausgeprägter sind als in der peripherischen Nervenfaser. Die besonderen Bedingungen, unter denen jene beiderlei Wirkungen der centralen Reizung zur Erscheinung kommen, machen es wahrscheinlich, dass insbesondere dann der äußere Effect der Hemmung entsteht, wenn die Reize so geleitet werden, dass sie in einem und demselben sensorischen Centralgebiet zusammentreffen, wogegen Summation der Reizungen, wie es scheint, immer dann stattfindet, wenn von verschiedenen sensorischen Centralgebieten, welche gleichzeitig gereizt werden, die Erregung auf die nämlichen motorischen Elemente übergeht. Im allgemeinen

1) Untersuchungen etc. II, S. 84 ff., S. 106 ff. Dagegen scheint das Morphium in einem gewissen Stadium seiner Wirkung die centralen Hemmungen zu verstärken. Denn Heidenhain und Bubnoff fanden, dass die durch Reizung der motorischen Rindenfelder entstandenen Contractionen bei Thieren durch tactile Hautreize im gewöhnlichen Zustande verstärkt, in der Morphiumnarcose aber gehemmt werden. (Pflüger's Archiv XXVI, S. 137 ff.)

2) Auf diesen Gedanken hat E. Cyon eine Theorie der centralen Hemmungen gegründet. (Bulletin de l'acad. de St. Pétersbourg, VII, Dec. 1870.) Auch die thatsächlichen Grundlagen derselben, die sich auf die Gefäßinnervation beziehen, hat übrigens Heidenhain angefochten. (Pflüger's Archiv f. Physiologie IV, S. 551.)

werden diese beiden Effecte bei jeder gleichzeitigen Reizung verschiedener sensibler Elemente neben einander stattfinden können, und es wird von den speciellen Bedingungen abhängen, welcher von ihnen die überwiegende Stärke besitzt.

5. Theorie der centralen Innervation.

Da die Erscheinungen der centralen Innervation auf ähnliche einander entgegengesetzte Molecularwirkungen hinweisen, wie sie uns beim Erregungsvorgang in der Nervenfaser begegnet sind, so werden wir von den dort entwickelten allgemeinen Anschauungen auch hier ausgehen können. Wir setzen demnach zunächst für die centrale Substanz einen ähnlichen stationären Zustand voraus, wie er für den Nerven angenommen wurde, einen Zustand also, bei dem die Leistungen positiver und negativer Moleculararbeit im Gleichgewicht stehen. Durch den zugeführten Reiz werden nun wieder beide Arbeitsmengen vergrößert werden. Aber alles deutet darauf hin, dass hier zuerst die Vergrößerung der negativen Moleculararbeit bedeutend überwiegt, daher ein momentaner Reizanstoß in der Regel gar keine Erregung auslöst. Wiederholen sich jedoch die Reize, so wird bei den folgenden allmählich die negative im Verhältniss zur positiven Moleculararbeit verringert, bis endlich die letztere so weit angewachsen ist, dass Erregung entsteht.

Wir können uns demnach vorstellen, dass in einer gereizten Ganglienzelle regelmäßig ein analoger Vorgang statthat, wie er sich im Nerven bei der Schließung des constanten Stromes an der Anode entwickelt. Unter der Wirkung des Reizes geschehen solche Vorgänge, die in der Ueberführung festerer in losere Verbindungen, also in der Anhäufung vorräthiger Arbeit bestehen, in gesteigertem Maße. Aber während bei der Wirkung des Stromes auf den Nerven die elektrolytische Action wahrscheinlich solche Zersetzungen einleitet, die normaler Weise im Nerven nicht stattfinden, müssen wir wohl annehmen, dass die Reizung der Ganglienzelle nur die ohnehin vorzugsweise auf Bildung complexer chemischer Molecüle, also auf Ansammlung vorräthiger Arbeit gerichtete Wirksamkeit steigert. Es führt uns dies auf einen wesentlichen Unterschied der Nervenfasern von der centralen Substanz, auf den auch andere physiologische Erwägungen hinweisen. Die Ganglienzellen sind die eigentlichen Werkstätten jener Stoffe, welche die Nervenmasse zusammensetzen. In den Nervenfasern werden diese Stoffe in Folge der physiologischen Function zum größten Theile verbraucht, aber sie können in ihnen, wenn wir von jener ungenügenden und theilweisen Restitution absehen, wie sie bei jeder Reizung

die Zersetzung begleitet, offenbar nicht gebildet werden. Denn getrennt von ihren Ursprungszellen verlieren die Fasern ihre nervösen Bestandtheile, und die Wiedererneuerung der letzteren muss von den Centralpunkten ausgehen [1]). Auch im Zustand der Functionsruhe besteht demnach in der Ganglienzelle kein völliges Gleichgewicht des Stoff- und Kräftewechsels. Aber die Abweichung findet hier im entgegengesetzten Sinne statt als in der Nervenfaser. In der letzteren prävalirt die Bildung definitiver Verbrennungsproducte, bei welcher positive Arbeit geleistet wird; in der Zelle hat die Erzeugung complexer Verbindungen, in denen sich vorräthige Arbeit ansammelt, das Uebergewicht. So wahr es ist, dass im Thierkörper im ganzen die positive Arbeitsleistung, also die Verbrennung der complexen organischen Verbindungen die Oberhand hat, so ist es doch eine durchaus falsche Auffassung, wenn man diese Art des Stoff- und Kräftewechsels als die ausschließliche ansieht. Vielmehr finden nebenbei immer noch Reductionen, Auflösungen festerer in losere Verbindungen statt, wobei Arbeitsvorrath angesammelt wird. Gerade das Nervensystem ist eine wichtige Stätte solcher Anhäufung vorräthiger Arbeit. In die Bildung der Nervensubstanz gehen Verbindungen ein, welche theilweise zusammengesetzter sind als die Nahrungsstoffe, aus denen sie herstammen, und einen hohen Verbrennungswerth besitzen, in denen also eine große Menge vorräthiger Arbeit aufgespeichert ist [2]). Die Ganglienzellen, die Bildnerinnen dieser Verbindungen, gleichen in gewissem Sinne den Pflanzenzellen. Auch sie sammeln vorräthige Arbeit an, welche, nachdem sie beliebig lange latent geblieben, wieder in wirkliche Arbeit übergeführt werden kann. So sind die Ganglienzellen die Vorrathsstätten für künftige Leistungen. Die Hauptverbrauchsorte der von ihnen aufgespeicherten Arbeit aber sind die peripherischen Nerven und ihre Endorgane. Aus diesen Erwägungen ergibt sich der Schluss, dass der Zusammenhang der centralen Substanz mit den aus ihr entspringenden Nervenfasern nicht bloß in der Uebertragung jener Molecularbewegungen, die wir Erregungsvorgänge nennen, besteht, sondern dass außerdem eine fortwährende Stoffwanderung in der Richtung von den Ganglienzellen zu den Nervenfasern stattfindet, durch welche diesen von neuem Stoffe zugeführt werden, in denen vorräthige Arbeit angesammelt ist. Hierauf beruht offenbar der nutritive Einfluss, den überall die centrale Substanz auf die mit ihr zusammenhängenden Nervenfasern und durch sie wieder auf die von ihnen versorgten Organe ausübt. Neben dieser, allen Nervencentren und Nervenfasern zukommenden und mit der allgemeinen Mechanik der centralen Innervation eng zusammenhängenden Ernährungsfunction eine besondere Gattung

1) Vgl. S. 96 f.
2) Vgl. S. 40 ff.

nutritiver Nerven anzunehmen, erscheint demnach durch nichts gerechtfertigt. Nothwendig müssen die Bedingungen, unter denen diese Stoffwanderung steht, wieder auf die Verhältnisse der Reizbarkeit und den Verlauf der Erregungen zurückwirken. Hat z. B. in einem centralen Gebiet in Folge lang dauernder Ruhe eine große Ansammlung vorräthiger Arbeit stattgefunden, so werden im allgemeinen in diesem Gebiet selbst und in den damit in Verbindung stehenden Nervenfasern intensivere und dauerndere Arbeitsleistungen sensorischer oder motorischer Art stattfinden können. Ebenso ist es nicht unwahrscheinlich, dass sich vermöge jener Stoffwanderungen neurodynamische Wechselwirkungen zwischen benachbarten Centraltheilen entwickeln können, in Folge deren die an einem bestimmten Punkte stattfindenden Arbeitsleistungen durch die Zufuhr vorräthiger Arbeit von benachbarten Punkten aus gesteigert werden[1]).

Das verschiedene Verhalten der Nervenzellen gegen Reize, welche ihnen zugeleitet werden, weist uns ferner darauf hin, dass es in jeder Zelle zweierlei Gebiete gibt, deren eines sich in seiner Erregbarkeit der peripherischen Nervensubstanz verwandter zeigt, während das andere davon in höherem Grade abweicht. Wir wollen jenes die *peripherische*, dieses die *centrale Region* der Ganglienzelle nennen. Die centrale Region ist, so nehmen wir an, vorzugsweise die Werkstätte jener complexen Verbindungen, welche die Nervensubstanz bilden, und damit der Ansammlungsort vorräthiger Arbeit. Eine ihr zugeführte Reizbewegung beschleunigt nur die Molecularvorgänge in der ihnen einmal angewiesenen Richtung und verschwindet daher ohne äußeren Effect. Anders in der peripherischen Region. Sie nimmt zwar auch noch Theil an der Verwandlung wirklicher in vorräthige Arbeit; aber außerdem findet sich in ihr bereits ein intensiverer Stoffverbrauch mit Arbeitserzeugung, wobei ein Theil des Verbrauchsmaterials ihr von der centralen Region aus zufließt. Wird sie von einem Reize getroffen, so wird zunächst auch hier die negative Moleculararbeit in höherem Grade als die positive gesteigert. Doch während die erstere bald wieder auf ihre gewöhnliche Größe herabsinkt, dauert die letztere länger an; sie kann daher entweder nach einem größeren Zeitraume der Latenz oder wenigstens falls neue Reizanstöße hinzutreten Erregung hervorbringen. Auch hier wird übrigens, wie beim Nerven, immer nur ein Theil der positiven Moleculararbeit in Erregungsarbeit und wiederum nur ein Theil der letzteren in äußere Erregungseffecte übergehen; ein anderer Theil wird wieder in negative zurückkehren, die Erregungsarbeit kann ganz oder theilweise in andere Formen von Molecularbewegung

[1]) Vgl. hierzu die Erörterungen über die abnorme Steigerung der Erregbarkeit in der Großhirnrinde, die gewissen Bewusstseinsstörungen (Traum, Hypnose) muthmaßlich zu Grunde liegen, in Abschn. IV, Cap. XIX.

verwandelt werden. Ferner wird, sobald einmal Erregung entstanden ist, die angehäufte Erregungsarbeit verhältnissmäßig rasch aufgebraucht, analog einer explosiven Zersetzung. Entsprechend der stärkeren Hemmung hat sich jedoch eine größere Summe von Erregungsarbeit anhäufen können und ist demgemäß auch der auftretende Reizeffect ein stärkerer als bei der Reizung des Nerven. Die reizbare Region der Ganglienzelle und die peripherische Nervensubstanz verhalten sich in dieser Beziehung etwa ähnlich wie ein Dampfkessel mit schwer beweglichem und ein solcher mit leicht beweglichem Ventile. Dort muss die Spannkraft der Dämpfe zu einer bedeutenderen Größe anwachsen, bis das Ventil bewegt wird, der Dampf entströmt dann aber auch mit größerer Kraft. Wahrscheinlich zeigt übrigens die peripherische Region der Ganglienzelle in verschiedenen Fällen ein verschiedenes Verhalten, indem sie bald mehr bald weniger der peripherischen Nervensubstanz sich annähert. So werden z. B. die durch die Ganglienzellen der Hinterhörner nach oben geleiteten sensibeln Erregungen sichtlich weniger verändert als die außerdem durch die Ganglienzellen der Vorderhörner vermittelten Reflexerregungen. Es mag sein, dass diese Unterschiede durch die Zahl centraler Zellen, welche die Reizung durchlaufen muss, bedingt sind. Es ist aber auch denkbar, dass zwischen denjenigen Gebieten der Ganglienzelle, welche wir centrale und peripherische Region genannt haben, ein allmählicher Uebergang stattfindet, und dass gewisse Fasern in mittleren Regionen endigen, in welchen zwar die Hemmung keine vollständige, aber doch die Fortpflanzung der Reizung erschwert ist.

Jene eigenthümliche Steigerung der Reflexreizbarkeit, welche durch wiederholte Reize oder durch Giftwirkungen herbeigeführt wird, lässt sich nun so deuten, dass in Folge dieser Einflüsse die einmal ausgelöste positive Moleculararbeit nicht mehr oder unvollständiger als gewöhnlich wieder in negative zurückverwandelt werden kann. In Folge dessen häuft sie so lange sich an, bis Erregung entsteht. Die genannten Einwirkungen hindern also die Restitution der Gangliensubstanz, und sie machen es dadurch verhältnissmäßig schwachen äußeren Anstößen möglich eine rasch um sich greifende Zersetzung herbeizuführen, in Folge deren die vorräthigen Kräfte in kurzer Zeit erschöpft werden.

Die Erscheinungen der wechselseitigen Hemmung solcher Erregungen, die von verschiedenen Seiten her den nämlichen Ganglienzellen zugeführt werden, sowie die Thatsache, dass durch gewisse Zellen die Reizung nur in einer Richtung sich fortpflanzt, in der entgegengesetzten aber gehemmt wird, machen endlich noch folgende Annahmen nöthig. Reizungen, welche die centrale Region einer Ganglienzelle ergreifen, führen eine Fortpflanzung der hier stattfindenden

Molecularvorgänge auf die peripherische Region herbei; ebenso bedingen Reizungen, welche die peripherische Region treffen, eine Ausbreitung der hier ausgelösten Form der Molecularbewegung über die centrale Region. Die innere Wahrscheinlichkeit dieses Satzes erhellt aus der bekannten Thatsache, dass alle chemischen Vorgänge, bei denen der Gleichgewichtszustand complexer Molecüle einmal gestört worden ist, eine Tendenz zu ihrer Ausbreitung in sich tragen. Die Explosion der kleinsten Menge von Chlorstickstoff genügt, um viele Pfunde dieser Substanz zu zersetzen, und ein einziger glühender Span kann das Holz eines ganzen Waldes verbrennen. Im vorliegenden Fall könnte nur darin eine Schwierigkeit zu liegen scheinen, dass jedesmal je nach der Richtung entgegengesetzte Molecularvorgänge über eine und dieselbe Masse sich ausbreiten. Aber wir müssen erwägen, dass diese Vorgänge in jeder Region der Zelle fortwährend neben einander bestehen, und dass, wie schon der fortwährende Austausch der Stoffe verlangt, zwischen beiden Regionen ein continuirlicher und allmählicher Uebergang stattfindet. Es mag hier wieder an das Beispiel des durch den constanten Strom veränderten Nerven erinnert werden. Im Bereich der Anode überwiegen hemmende, im Bereich der Kathode erregende Molecularprocesse. Aber durch Prüfungsreize von verschiedener Stärke lässt sich nachweisen, dass an der Anode nicht nur die Hemmung sondern auch die Erregung gesteigert ist, und anderseits pflanzt sich der hemmende Vorgang bei wachsender Stromstärke bis zur Kathode und noch über dieselbe hinaus fort. (Vgl. S. 259 f.)

Aehnlich nun werden sich in der Ganglienzelle die Molecularvorgänge ausbreiten. Wird also durch einen der centralen Region zugeführten Reiz hier verstärkte negative Moleculararbeit ausgelöst, so ergreift dieser Vorgang auch die peripherische Region; umgekehrt, wenn in dieser durch den Reiz die positive Moleculararbeit so anwächst, dass Erregung entsteht, so zieht die letztere die centrale Region in Mitleidenschaft. So können wir uns z. B. das Verhalten der Ganglienzellen in den Hinter- und Vorderhörnern des Rückenmarks zu den ein- und austretenden Fasern durch die Fig. 82 veranschaulichen. *M* soll eine Zelle des Vorderhorns, *S* eine solche des Hinterhorns bedeuten, c und c' seien die centralen, p und p' die peripherischen Regionen derselben. In der Vorderhälfte des Marks kann die Reizung nur von m' nach m, innerhalb der hinteren Hälfte nur von s nach s'

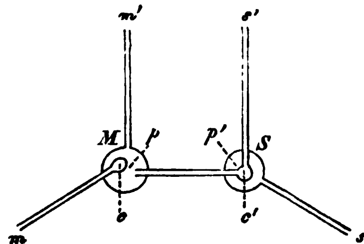


Fig. 82.

sich fortpflanzen, der von *m* oder *s'* ausgehende Reiz dagegen wird in *c*, *c'* gehemmt. Eine Uebertragung der Reizung zwischen *S* und *M* aber kann nur in der Richtung von *S* nach *M* stattfinden, nicht umgekehrt, weil der bei *m* einwirkende Reiz in *c* erlischt; der bei *m'* einwirkende kann zwar bis *c'* geleitet werden, muss aber hier ein Ende finden. Endlich muss die von *s* ausgehende Reflexerregung durch eine bei *s'* einwirkende Reizung gehemmt werden, weil die in *c'* entstehende Molecularbewegung der Hemmung auf die peripherische Region sich auszubreiten strebt, wodurch die hier beginnende Erregung ganz oder theilweise aufgehoben wird. Die morphologischen Thatsachen machen es unzweifelhaft, dass das hier als centrale Region bezeichnete Gebiet der Ganglienzelle mit dem Ursprungsgebiet der Axenfaser zusammenfällt, während die peripherische Region der Ursprungsmasse der Protoplasmafortsätze entspricht, also theils der wirklichen Peripherie der Ganglienzelle angehört, theils aber auch noch in die centrale Punktsubstanz hineinreicht [1]).

Die Reizerfolge peripherischer Ganglien, wie des Herzens, der Blutgefäße, des Darmes, ordnen sich ungezwungen diesen Gesichtspunkten unter. Ob die Reizung der zu solchen Ganglien tretenden Nerven Erregung oder Hemmung zur Folge hat, wird ebenfalls von ihrer Verbindungsweise mit den Ganglienzellen abhängen. Die Hemmungsfasern des Herzens werden also z. B. in der centralen, die Beschleunigungsfasern in der peripherischen Region der Ganglienzellen dieses Organs endigen; verschiedene Apparate für beide Vorgänge anzunehmen, ist nicht erforderlich. Modificirt wird der Erfolg der Reizung nur dadurch, dass jene Ganglien sich gleichzeitig in einer fortwährenden automatischen Reizung befinden, so dass die von außen herzutretenden Nerven nur regulatorisch auf die Bewegungen wirken. Uebrigens zeigen auch hier die Ganglienzellen die Eigenschaft der Ansammlung und Summation der Reize. Starke Erregung der Hemmungsnerven des Herzens verursacht zwar nach sehr kurzer Zeit Herzstillstand, bei etwas schwächeren Reizungen tritt aber dieser erst nach mehreren Herzschlägen ein. Noch deutlicher ist dieselbe Erscheinung bei den Beschleunigungsnerven, wo regelmäßig mehrere Secunden nach Beginn der Reizung verfließen, bis eine Beschleunigung eintritt. Anderseits wirkt aber auch der Reiz, nachdem er aufgehört hat, immer noch längere Zeit nach, indem das Herz erst allmählich zu seiner früheren Schlagfolge zurückkehrt.

In diesen peripherischen Centraltheilen sind die Verhältnisse offenbar

---

1) Vgl. oben Cap. II S. 36 ff. Ich darf wohl hier darauf hinweisen, dass die obige Theorie der centralen Leitungsrichtungen auf Grund rein physiologischer Thatsachen gewonnen worden ist, lange bevor sie durch die a. a. O. erwähnten mikroskopischen Entdeckungen so auffallende Bestätigungen empfangen hat.

noch viel einfacher, theils weil die Ganglienzellen weniger verwickelte Verbindungen mit einander eingehen, theils weil in Folge der einfacheren Structurbedingungen eine gewisse Veränderlichkeit der functionellen Eigenschaften hinwegfällt, die beim Gehirn und Rückenmark zu erkennen ist. In diesen Centralorganen können nämlich, wie die Erscheinungen der stellvertretenden Function und der Uebung zeigen, die Leitungsbedingungen unter Umständen außerordentlich wechseln. Wenn in gewissen Theilen des Centralorgans die Hauptbahn unterbrochen wird, so kann irgend ein anderer, bisher untergeordneter Leitungsweg zur Hauptbahn sich ausbilden[1]. Ebenso lehren die Einflüsse der Uebung, dass combinirte Bewegungen, deren erste Ausführung schwierig und nur unter steter Controle des Willens möglich war, allmählich immer leichter und zuletzt vollkommen unwillkürlich ausgeführt werden. In allen diesen Fällen handelt es sich aber um Leitungen, welche zum Theil auch durch Ganglienzellen, die in den Verlauf von Nervenfasern eingeschoben sind, vermittelt werden. Es beweisen demnach die in Rede stehenden Erscheinungen, dass, wenn ein Erregungsvorgang durch eine Ganglienzelle in bestimmter Richtung häufig geleitet wird, hierdurch diese Richtung auch bei künftigen Reizungen, welche die nämliche Zelle treffen, vorzugsweise zur Leitung disponirt wird. In die Ausdrücke der oben entwickelten Hypothese übersetzt würde dies bedeuten, dass die oft wiederholte Leitung in einer bestimmten Richtung auf dem der letzteren entsprechenden Weg mehr und mehr der centralen Substanz die der peripherischen Region eigenthümliche Beschaffenheit verleiht. Eine derartige Umwandlung steht nun in der That durchaus im Einklang mit den allgemeinen Gesetzen der Reizung. Schon im peripherischen Nerven nehmen, wenn ein Reiz wiederholt denselben trifft, die hemmenden Kräfte immer mehr ab: zunächst, so lange die Leistungsfähigkeit nicht erschöpft wird, steigt daher die Reizbarkeit bei oft wiederholter Reizung. Die letztere führt also allgemein eine Veränderung der Nervensubstanz mit sich, wobei diese die Eigenschaft einbüßt, die mit der Restitution der inneren Kräfte verbundene hemmende Wirkung auszuüben. Hierin findet das Princip der Uebung seine nähere Erläuterung. Da aber dieses zugleich die zwei für die centralen Functionen wichtigsten Principien, das Gesetz der Localisation und das der Stellvertretung, in sich schließt, so bilden die hier erörterten mechanischen Eigenschaften der Nervensubstanz die Grundlage für unsere Erkenntniss aller einzelnen Leistungen und Erscheinungen der Centralorgane.

Unsere Betrachtung hat begonnen mit der Thatsache, dass die psychi-

1) Vgl. S. 103, 218 f.

schen Lebensäußerungen seit der frühesten Differenzirung der Functionen an die physiologischen Leistungen des Nervensystems gebunden sind. Die Mechanik der Nervenelemente hat uns nun die allgemeine Erklärung dieses Satzes geliefert. In der centralen Substanz sammelt der Thierkörper vorzugsweise vorräthige Arbeit, die zu künftiger Verwendung bereit liegt. Der Reichthum dieses Vorraths und die Form seiner Ansammlung werden bestimmt theils durch die ursprüngliche Bildung des Nervensystems, die Erbschaft früherer Geschlechter, theils durch die Einwirkungsart der von außen auf dasselbe einströmenden Sinnesreize. Die letzteren können ebenfalls entweder in den Centraltheilen latent werden, indem sie lediglich innere Vorgänge auslösen, oder sie können unmittelbar in äußere Arbeit, in Erregung der Nerven und Muskeln sich umsetzen, Vorgänge, die ihrerseits wieder gleich den Sinnesreizen nach innen zurückwirken. So steht jene Centralstätte der physiologischen Leistungen unter fortwährenden äußeren Einflüssen. Die zwei Grundeigenschaften des Nervensystems aber, äußere Eindrücke aufzunehmen, um in seiner eigenen inneren Anlage durch dieselben mitbestimmt zu werden, und aufgesammelten Arbeitsvorrath unter dem unmittelbaren oder dem fortwirkenden Einfluss äußerer Reize in Bewegungen umzusetzen: diese zwei Eigenschaften sind es, auf welche die beiden psychologischen Grundfunctionen, die Sinnesvorstellung und die Willenshandlung, zurückweisen.

Zweiter Abschnitt.

Von den Empfindungen.

Siebentes Capitel.

Entstehung und allgemeine Eigenschaften der Empfindungen.

1. Begriff der Empfindung.

Als Empfindungen sollen in der folgenden Darstellung diejenigen Bestandtheile unserer Vorstellungen bezeichnet werden, welche sich nicht in einfachere Elemente zerlegen lassen. Die mehr oder weniger zusammengesetzten Gebilde, zu denen sich stets die Empfindungen verbinden, belegen wir mit dem Namen der Vorstellungen, insofern sie auf Gegenstände außerhalb unseres Bewusstseins bezogen werden.

Der in diesem Sinne festgestellte Begriff der Empfindung ist lediglich aus den Bedürfnissen der psychologischen Analyse hervorgegangen. Isolirt ist uns die einfache Empfindung niemals gegeben, sondern sie ist das Resultat einer Abstraction, zu der wir unmittelbar durch die zusammengesetzte Natur unserer Vorstellungen genöthigt werden. Aehnlich wie die Chemie die Untersuchung der chemischen Elemente der Betrachtung ihrer Verbindungen voranstellt, so muss die Psychologie die Kenntniss der Empfindungen bei der Analyse der Vorstellungsbildung voraussetzen. Ein gewisser Unterschied zwischen beiden Fällen besteht jedoch darin, dass die meisten chemischen Elemente isolirt dargestellt werden können, während uns die elementaren Empfindungen durchaus nur aus den Verbindungen, die sie miteinander eingehen, bekannt sind. Aus diesem Grunde ist die Frage, welche Elemente der inneren Wahrnehmung wirklich als unzerlegbare anzusehen seien, einigermaßen dem Streite ausgesetzt.

Jede Empfindung hat gewisse Eigenschaften, in denen der Grund

ihrer Unterscheidung von andern Empfindungen liegen muss. Verschiedene Empfindungen unterscheiden sich entweder durch ihre Qualität oder durch ihre Intensität oder durch beide. Diese Eigenschaften sind aber nicht getrennt von einander zu denken. Die Qualität muss eine gewisse Intensität besitzen, damit sie überhaupt empfindbar sei, und die Intensität muss auf irgend eine Qualität sich beziehen. Zweifelhafter verhält es sich mit einer dritten Eigenschaft der Empfindung, die man als den Gefühlston derselben bezeichnen kann. Unbestritten ist es, dass zahlreiche Empfindungen uns angenehm oder unangenehm erregen. Wir unterscheiden daher Lust- und Unlustgefühle der Empfindungen. Bald bezweifelt man nun aber, dass alle Empfindungen von Gefühlen begleitet seien, bald bestreitet man umgekehrt, dass jedes Gefühl an eine Empfindung gebunden sein müsse. Im ersten Fall spricht man von gefühlsfreien Empfindungen, im zweiten setzt man empfindungsfreie Gefühle voraus. Die Existenz gefühlsfreier Empfindungen hindert aber offenbar nicht, den Gefühlston als eine regelmäßige Eigenschaft der Empfindung vorauszusetzen, sobald man erwägt, dass Lust und Unlust entgegengesetzte Zustände sind, deren jeder in seiner Stärke stetig sich abstuft, und die durch einen Indifferenzpunkt in einander übergehen. Diese gesetzmäßige Beziehung enthält an und für sich schon die Thatsache, dass in einzelnen Fällen der Gefühlston null oder verschwindend klein ist. Die Annahme empfindungsfreier Gefühle dürfte nur auf einer veränderten Definition der Begriffe Empfindung und Gefühl beruhen und daher eine thatsächliche Bedeutung nicht besitzen. Bei dieser Annahme verlegt man nämlich die Qualität und Stärke der Empfindung unmittelbar in das Gefühl. Der Unterschied liegt also nur darin, dass man hier die gefühlsstarken Empfindungen nicht Empfindungen, sondern Gefühle nennt. Dem gegenüber schließt die Unterscheidung jener drei Eigenschaften die Voraussetzung ein, dass dieselben zwar in keiner Weise jemals getrennt von einander vorkommen können, dass ihre Trennung aber eine durch den Wechsel der Empfindungen nothwendig werdende Abstraction ist.

Hierin unterscheidet sich wesentlich eine vierte Eigenschaft, die man zuweilen noch der Empfindung beigelegt hat, die räumliche Beschaffenheit. Sie findet sich allein als regelmäßiger Bestandtheil der Tast- und Gesichtsempfindungen; mit den übrigen Sinnesempfindungen verbindet sie sich nur dann, wenn denselben Tast- oder Gesichtsvorstellungen beigemengt sind. Bei den Tast- und Gesichtsempfindungen aber wird durch die räumliche Beschaffenheit offenbar zugleich die Verknüpfung einer größeren Anzahl von Empfindungen ermöglicht. Aus diesem Grunde wird dieselbe, ebenso gut wie die zeitliche Ordnung der Empfindungen, erst dem Gebiet der Vorstellungsbildung zuzurechnen sein. In der That werden

wir sehen, dass die Vorgänge der letzteren zu einem großen Theil gerade in den räumlichen und zeitlichen Verknüpfungen der Empfindungen bestehen. Hiernach betrachten wir Qualität, Intensität und Gefühlston als die einzigen Bestandtheile der reinen Empfindung. Die Frage aber, welche Beziehungen diese drei Bestandtheile zu einander darbieten, wird erst am Schlusse der speciellen Untersuchung der Empfindungen zu beantworten sein[1]).

2. Physische Bedingungen der Empfindung.

Die physischen Bedingungen der Empfindung bezeichnen wir als die Empfindungsreize. Sie sind entweder äußere Vorgänge, welche auf die der Außenwelt zugekehrten Sinnesorgane einwirken, oder Zustandsänderungen, welche im Organismus selbst entstehen. Man unterscheidet daher äußere und innere Empfindungsreize. Auch in den Sinnesorganen können sich innere Reize entwickeln, welche in den Structurbedingungen oder in Zustandsänderungen der Organe ihre Ursache haben. Aber solche innere Reize, wie sie z. B. in Auge und Ohr durch den Druck, welchem die empfindenden Flächen ausgesetzt sind, in der Haut durch die wechselnde Erfüllung mit Blut und die damit verbundene Temperaturänderung entstehen, sind hier meist von untergeordneter Bedeutung. Andere Organe dagegen sind ausschließlich inneren Reizen zugänglich. Hierher gehören im allgemeinen alle die Theile des Körpers, die durch ihre Lage directen äußeren Einwirkungen entzogen sind. Durchweg ist die Reizbarkeit dieser inneren Organe eine stumpfere, es entstehen in ihnen entweder überhaupt nur unter abnormen Verhältnissen, in Folge pathologischer Reize, deutliche Empfindungen, oder die im normalen Zustand der Organe vorhandenen sind so schwach, dass sie der Beobachtung um so leichter entgehen, als sie in ihrer Qualität und Intensität wenig verschieden sind. Wir fassen alle diese Empfindungen innerer Theile unter dem Namen der Gemeinempfindungen zusammen, weil von ihnen hauptsächlich das sinnlich bestimmte subjective Befinden oder das Gemeingefühl des Körpers abhängt.

Unter den Empfindungen aus innerer Reizung nehmen diejenigen, welche in den nervösen Centralorganen entstehen, eine wichtige Stelle ein. In diese Classe gehören sehr verschiedenartige Empfindungen, die wir im allgemeinen in zwei Gruppen sondern können. Die erste umfasst Empfindungen, die als Regulatoren gewisser vegetativer Verrichtungen dienen, wie die Empfindungen des Athmens in ihren verschie-

1) Ueber die geschichtliche Entwicklung der Begriffe Empfindung und Gefühl vgl. meine Bemerkungen über psychologische Terminologie in den Phil. Stud. VI, S. 335 ff.

denen Graden, die Hunger- und Durstempfindungen. Sie bilden einen wesentlichen Bestandtheil des Gemeingefühls. Mit diesen peripherisch localisirten Empfindungen aus centraler Reizung pflegen sich solche, die aus der Erregung der Organe selbst entspringen, in untrennbarer Weise zu verbinden. Als die zweite Gruppe centraler Empfindungen sind diejenigen zu unterscheiden, welche in der unmittelbaren Reizung solcher centraler Sinnesflächen ihre Ursache haben, die den peripherischen Gebieten der äußeren Sinnesorgane zugeordnet sind. Hierher gehören die in die Erinnerungsbilder eingehenden elementaren Empfindungen, die in der Regel durch ihre geringe Intensität sich auszeichnen, zuweilen aber, bei abnorm gesteigerter Reizbarkeit der Sinnescentren, den durch äußere Reize bedingten Empfindungen gleichkommen können.

Nach ihren physischen Ausgangspunkten können demnach alle Empfindungen folgendermaßen classificirt werden:

Empfindungen aus peripherischer Reizung		Empfindungen aus centraler Reizung	
Peripherische Sinnesempfindungen	Organempfindungen	Centrale Gemeinempfindungen	Centrale Sinnesempfindungen
	Gemeinempfindungen		

Die äußern Vorgänge, welche als Reize auf unsere Sinnesorgane einwirkend die Sinnesempfindung hervorrufen, sind Bewegungen. Doch besitzen nur bestimmte Bewegungsvorgänge die Eigenschaft der Sinnesreize, und unter diesen gibt es einzelne, die bloß auf bestimmte Sinnesorgane erregend wirken können. Man unterscheidet daher allgemeine und besondere Sinnesreize. Wie es scheint können vier Arten von Bewegung unter geeigneten Umständen von mehreren Sinnesorganen aus Empfindung hervorbringen: 1) mechanischer Druck oder Stoß, 2) Elektricitätsbewegungen, 3) Wärmeschwankungen und 4) chemische Einwirkungen. Jeder dieser Vorgänge muss eine gewisse Intensität und Geschwindigkeit besitzen, wenn er zum Reize werden soll. Ihre erregende Eigenschaft verdanken aber die genannten Bewegungen höchst wahrscheinlich dem Umstande, dass sie direct in der Nervenfaser selbst den Reizungsvorgang auslösen; denn dieselben wirken nicht bloß auf die Sinnesorgane, sondern auch auf die Sinnesnerven sowie überhaupt auf alle, daher auch auf motorische, secretorische, Nerven als Reize. Hiervon unterscheiden sich die besonderen oder specifischen Sinnesreize dadurch, dass jeder derselben ein besonderes Sinnesorgan mit eigenthümlich ausgestatteten Endorganen zum Angriffspunkte hat. Vorzugsweise für zwei unter den fünf Sinnesorganen gibt es solche specifische Sinnesreize: für das Gehörorgan ist dies der Schall, für das Auge das Licht; die drei andern vermitteln

die Empfindung mechanischer, thermischer, chemischer Einwirkungen, die zugleich zu den allgemeinen Nervenreizen gehören. Doch um in so geringer Intensität zu wirken, wie auf die äußere Haut, die Geschmacks- und Geruchsschleimhaut, bedarf es auch hier besonderer Endorgane. Unter diesen speciellen Bedingungen wird daher der allgemeine zum besonderen Sinnesreiz. Auch die allgemeinen Nervenreize können in manchen Fällen, wenn sie auf die Endorgane der Nerven in den Sinnesorganen einwirken, Empfindungen erzeugen, welche den durch die speciellen Sinnesreize ausgelösten gleichen. So beobachtet man namentlich bei mechanischer oder elektrischer Reizung des Seh- und Hörorgans Licht- und Schallempfindung. Man spricht daher häufig jedem Sinnesnerven und jedem Sinnesorgane eine specifische Energie zu, worunter man die Thatsache versteht, dass die Erregung eines der genannten vier Organe oder der mit denselben zusammenhängenden Nerven durch irgend einen Reiz eine besondere nur dem betreffenden Organe eigenthümliche Beschaffenheit der Empfindung erzeuge. In dieser Allgemeinheit ausgedrückt, bestätigt sich jedoch der Satz von der specifischen Energie nicht in der Erfahrung. Weder die Endorgane der Sinnesnerven noch die Sinnesnerven selbst reagiren auf jeden beliebigen Nervenreiz in einer und derselben unveränderlichen Empfindungsqualität, sondern einzelne scheinen durch nicht adäquate Reize gar nicht, andere in beschränkter Weise und nur unter besonderen Bedingungen erregt zu werden [1]). Noch weniger bestätigt sich der Satz von der specifischen Energie, wenn man damit die Annahme verbindet, die Verschiedenheit der Empfindung sei durch specifisch verschiedene physiologische Eigenschaften der Sinnesnerven verursacht, eine Annahme, die der vorzugsweise durch J. Müller ausgebildeten Lehre von den specifischen Energien ursprünglich zu Grunde liegt [2]).

Eine unter den fünf Sinnesflächen des Körpers, die äußere Haut oder das Tastorgan, besitzt, theils wegen ihrer Ausdehnung über den ganzen Körper, theils als die wahrscheinlich gemeinsame Grundlage für die Entwicklung aller Sinnesfunctionen, den Charakter eines allgemeinen Sinnesorgans gegenüber den Organen der vier Specialsinne. Die Druck- und Temperaturempfindungen der äußeren Haut sind überdies den Gemeinempfindungen verwandt. Auch diese besitzen den Charakter unbestimmter Druck- und Temperaturempfindungen, und bei größerer Intensität gleichen sie den Schmerzempfindungen des Tastorgans. Wegen dieser Beziehungen hat man die Tast- und Gemeinempfindungen zuweilen unter der Bezeichnung des Gefühlssinnes zusammengefasst [3]), ein Ausdruck, den

1) Vgl. hierüber näheres unten in Nr. 4.
2) Vgl. Cap. V, S. 217 ff.
3) Müller, Handbuch der Physiologie, II. Coblenz 1840, S. 275.

wir jedoch im folgenden wegen der damit leicht sich verbindenden Vermengung der Empfindungen mit den Gefühlen vermeiden wollen. Die Tast- und Gemeinempfindungen zeichnen sich zwar durch die Intensität des an sie gebundenen sinnlichen Gefühls aus. Darum hat aber doch die psychologische Analyse hier ebenso gut wie bei allen anderen Sinnesgebieten diese verschiedenen Elemente von einander zu sondern.

An den Sinnesreizen unterscheiden wir, wie an jedem Bewegungsvorgang, Form und Stärke der Bewegungen. Von der Form der Bewegung ist die Qualität, von der Stärke die Intensität der Empfindung abhängig, während der Gefühlston sowohl von der Qualität wie von der Intensität der Empfindung, mittelbar also von der Form und Stärke der Reize gleichzeitig bestimmt wird. Den größeren Unterschieden in der Form der Reizung entsprechen verschiedenartige oder disparate, den geringeren gleichartige Empfindungen. Allgemein nennen wir disparat solche Empfindungen, zwischen denen keine stetigen Uebergänge vorkommen, und die daher für uns unvergleichbar sind. Disparat sind daher die Empfindungen verschiedener Sinne, wie Licht-, Schall-, Geschmacksempfindungen. Dagegen sind die Empfindungen je eines einzelnen Sinnes meistens gleichartig, insofern man durch stetige Abstufungen des Reizes von jeder beliebigen Empfindung zu jeder beliebigen anderen in continuirlichem Uebergange gelangen kann. Nur der allgemeine Sinn, der Gefühlssinn, besitzt zwei verschiedenartige Empfindungsqualitäten, die Druck- und die Temperaturempfindungen, daher man ihn wieder in einen Druck- und Temperatursinn zerlegen kann. Die äußere Bedingung dieser Verhältnisse liegt theils in der Beschaffenheit der Sinnesreize, theils in der verschiedenartigen Structur der Sinnesorgane. Unter den vielgestaltigen Bewegungsformen der äußeren Natur ist nur eine beschränkte Zahl im Stande auf unsere Sinnesorgane zu wirken. Die Reize eines jeden Sinnes bilden eine stetige Stufenfolge und erfüllen daher die für die Gleichartigkeit der Empfindungen erforderliche Bedingung; zwischen den Reizformen der verschiedenen Sinne finden sich dagegen im allgemeinen keinerlei stetige Uebergänge, sondern es existiren zwischenliegende Bewegungsformen, durch welche unsere Sinnesorgane nicht erregt werden.

Am deutlichsten lassen sich diese Verhältnisse bei denjenigen Sinnesreizen verfolgen, welche in schwingenden Bewegungen bestehen. Bei jeder schwingenden Bewegung können wir die Weite und die Form der Schwingungen unterscheiden. Unter der Schwingungsweite (Amplitude) versteht man die Raumentfernung, um welche sich das Bewegliche bei jeder Schwingung aus seiner Gleichgewichtslage entfernt, unter der Schwingungsform die Curve, welche es während einer gegebenen Zeit im Raume beschreibt. Die Schwingungsform kann entweder eine

periodische oder eine aperiodische sein. Periodisch ist eine Bewegung, die sich nach gleichen Zeitabschnitten immer genau in derselben Weise wiederholt; ist dies nicht der Fall, so nennt man die Bewegung aperiodisch. So ist z. B. Fig. 83 *A* eine aperiodische, *B* bis *D* sind periodische Schwingungen. Zwei periodische Schwingungsformen können entweder nur dadurch von einander abweichen, dass bei sonst übereinstimmender Gestalt der Schwingungscurve nur die Geschwindigkeit der Schwingungen eine verschiedene ist, oder es kann die Geschwindigkeit übereinstimmen und die Gestalt der Curve abweichen, oder endlich es kann beides, Geschwindigkeit der Periode und Gestalt der Curve, verschieden sein. In *B* bis *D* sind diese Fälle dargestellt. Die beiden Curven in *B* stimmen in ihrer Form überein, aber bei der punktirten Curve wiederholen sich die Perioden doppelt so schnell als bei der ausgezogenen. Mit der letzteren stimmt die Curve *C* hinsichtlich der Geschwindigkeit der Perioden überein, aber die sonstige Form weicht ab; von der punktirten Linie *B* unterscheidet sich *C* in beiden Beziehungen. Die Fig. *D* veranschaulicht endlich auch noch das Verhältniss von Schwingungsweite und Schwingungsform. Die beiden Curven stimmen nämlich sowohl in der Geschwindigkeit der Perioden wie in der Form überein, aber die punktirte Curve hat eine geringere Schwingungsweite. Die Schwingungsweite entspricht der Intensität, die Schwingungsform der Qualität der Empfindung. Die wichtigsten Unterschiede der Schwingungsform bestehen in der verschiedenen G e s c h w i n d i g k e i t oder W e l l e n l ä n g e der S c h w i n g u n g e n. Auf der letzteren beruhen zugleich die Hauptunterschiede der Empfindungsqualität. Schwingungen zwischen 8 und etwa 50000 in der Secunde empfinden wir als Töne, solche zwischen 450 und 785 Billionen als Licht oder Farbe. Zwischen beide schieben sich die Temperaturempfindungen ein, die noch über die untere Grenze der Lichtempfindungen herüberreichen, aber erst weit über der oberen Grenze der Schallschwingungen beginnen.

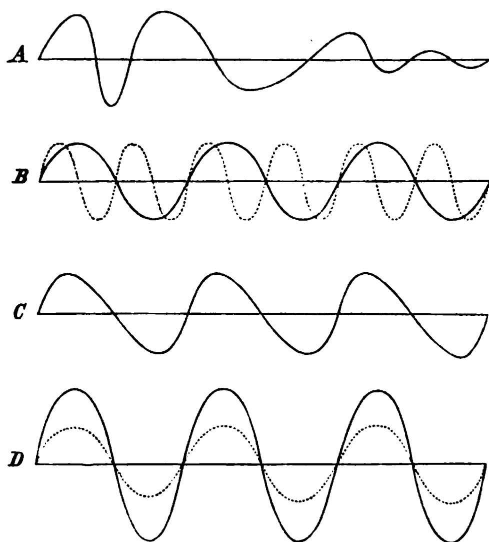


Fig. 83.

Die äußeren Bewegungsformen, welche wir als die physikalischen Sinnesreize bezeichnen, erregen die Empfindung durch das Mittelglied einer innern Bewegung in den Sinnesapparaten, durch die physiologische Sinnesreizung. Nur solche Bewegungen in der äußern Natur sind Sinnesreize, denen in irgend einem Sinnesorgan Einrichtungen entsprechen, welche eine Uebertragung der Bewegung, eine Umwandlung des physikalischen in einen physiologischen Reiz gestatten. Bei dieser Umwandlung kann nun eine mehr oder minder bedeutende Transformation der Bewegungen stattfinden. Da wir von den Vorgängen der physiologischen Sinnesreizung, zu denen auch die Erregungsvorgänge in den Sinnesnerven und in den sensorischen Centralorganen gehören, erst eine verhältnissmäßig geringe Kenntniss besitzen, so sind wir noch nicht im Stande die Art dieser Transformation im einzelnen genau anzugeben. Nur aus dem zeitlichen Verlauf der Erregungen vermögen wir einige Rückschlüsse zu machen, insofern wir wohl annehmen dürfen, dass in solchen Fällen, wo dieser Verlauf mit demjenigen der äußeren physikalischen Reize annähernd übereinstimmt, die Transformation eine geringere sein werde. Mit Rücksicht hierauf lassen sich alle Sinnesempfindungen in zwei Hauptclassen bringen:

1) in die Empfindungen der mechanischen Sinne; so bezeichnen wir diejenigen Sinne, bei denen die physiologische Erregung in ihrem zeitlichen Verlauf ein ziemlich treues Abbild der äußern mechanischen Bewegung ist, welche auf die Endapparate der Sinnesorgane einwirkt: Drucksinn, Gehörssinn;

2) in die Empfindungen der chemischen Sinne; so wollen wir diejenigen Sinne nennen, bei denen der physiologische den physikalischen Reiz verhältnissmäßig lange überdauert, und wo daher eine tiefer greifende chemische Transformation wahrscheinlich ist: Temperatursinn, Geruchs- und Geschmackssinn, Gesichtssinn.

Durch diese Bezeichnungen soll nicht ausgeschlossen sein, dass nicht auch bei den mechanischen Sinnen chemische Vorgänge sich an der physiologischen Reizung betheiligen. Einen principiellen Unterschied bezeichnen ja die Ausdrücke mechanisch und chemisch ohnehin nicht, da auch die chemischen Vorgänge als Bewegungsvorgänge aufzufassen sind. Insbesondere aber die Reizungsvorgänge in den Sinnesnerven und Sinnescentren sind, wie wir in Cap. VI gesehen haben, höchst wahrscheinlich durchgängig chemische Processe. Zunächst soll also jene Unterscheidung nur andeuten, inwiefern die mechanischen Eigenschaften der äußern Reizform noch bei der physiologischen Reizung erhalten bleiben oder nicht. Daneben weisen aber allerdings auch die Structurverhältnisse einzelner Sinnesorgane, namentlich des Hör- und Sehorgans, darauf hin, dass bei den mechanischen Sinnen der äußere Sinnesapparat die physikalische Bewegung in

möglichst unveränderter Form auf die Sinnesnerven überträgt, während bei den chemischen Sinnen schon in den Sinnesepithelien eine Umwandlung in chemische Molecularbewegungen stattfindet. Den Unterschieden der äußeren Sinnesorgane sind daher jene Bezeichnungen hauptsächlich entnommen, indem wir auf dieselben die Ansicht gründen, dass bei den mechanischen Sinnen das äußere Sinnesorgan eine mechanische, bei den chemischen Sinnen dagegen eine chemische Leistung vollführt.

3. Entwicklung der Sinnesfunctionen.

Unsere Kenntniss der Sinnesfunctionen im Thierreich stützt sich hauptsächlich auf die anatomische Vergleichung der äußern Sinnesapparate, nur zu einem sehr geringen Theil auf die Beobachtung des Verhaltens der Thiere gegenüber den Sinnesreizen. Jene Vergleichung lässt aber keinen Zweifel daran zu, dass die Empfindungen der höheren Organismen aus einer Differenzirung ursprünglich gleichförmiger Sinneserregungen hervorgehen. Die Functionen des allgemeinen Sinnes, die Tast-, Temperatur- und Gemeinempfindungen, erscheinen hierbei als der gemeinsame Ausgangspunkt der Entwicklung. Schon früher wurde bemerkt, dass bei jenen niedersten Wesen, deren Leibesmasse aus Protoplasma besteht, sichtlich diese contractile Substanz zugleich der Sitz der Empfindungen ist (S. 27, Fig. 2). Bei der Gleichartigkeit des Protoplasmas werden hier die Empfindungen als höchst gleichförmige vorauszusetzen sein, und wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äußeren Reize, welche die Bewegungen des Protoplasmas anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen. Dies sind unter den normalen Lebensverhältnissen der Protozoen die Druck-, Temperatur- und Lichtreize. Die beiden ersteren können nicht nur auf die Tastoberfläche des Thieres sondern auf dessen ganze Leibesmasse einwirken; die Tast- und Gemeinempfindungen scheinen also noch ungetrennt zu sein, während Druck und Temperatur bei der großen Verschiedenheit der Bewegungen, die sie am Protoplasma verursachen, bereits zu disparaten Empfindungen Anlass geben dürften. Da die thermische Reizung sichtlich mit einer tiefer greifenden chemischen Veränderung der contractilen Substanz verbunden ist als die mechanische, so liegt es nahe in dieser doppelten Reizbarkeit des Protoplasmas die Grundlage zu vermuthen, von welcher die Entwicklung der mechanischen und der chemischen Sinne ausgeht. Auch chemische und elektrische Reize wirken auf die Protoplasmabewegungen ein. Doch gehören dieselben jedenfalls nicht zu den gewöhnlichen Lebensreizen, und es ist zweifelhaft, ob sie andere als Druck- und Temperaturempfindungen veranlassen. Am ehesten könnte man annehmen,

dass chemische Veränderungen der umgebenden Flüssigkeit, welche die Diffusionsbedingungen für die oberflächlichen Schichten der contractilen Substanz verändern, in eigenthümlicher Weise empfunden werden, worin ein primitives Aequivalent für die späteren Geschmacks- und Geruchsempfindungen zu sehen wäre. Das Licht wirkt bei den niedersten Protozoen ebenfalls auf das ganze Tastorgan; doch lässt sich die Annahme nicht abweisen, dass die Pigmentflecken an der Körperoberfläche bei manchen Infusorien Vorrichtungen zum Behuf der Lichtabsorption darstellen, welche das umgebende Protoplasma für Licht empfindlicher machen, und auf diese Weise als einfachste Sehorgane zu deuten sind.

Die aus der Beobachtung der niedersten Organismen gewonnene Anschauung, dass alle Sinnesempfindungen in dem Tastsinn ihre gemeinsame Grundlage haben, findet ihre Bestätigung durch die Entwicklungsgeschichte der Sinnesorgane. Die letztere zeigt, dass die specifischen Sinnesapparate von den niedersten Organismen bis herauf zu dem Menschen aus der äußern Körperbedeckung hervorgehen. Diese Entwicklung selbst lässt sich aber in zweierlei Vorgänge zerlegen: 1) in die Vervollkommnung des allgemeinen Tastorgans durch die Ausbildung besonderer Tastapparate, und 2) in die Ausbildung specifischer Sinneswerkzeuge. Durch die erste dieser Entwicklungen werden einzelne Theile des Tastorgans empfindlicher für die allgemeinen Tastreize, durch die zweite erfahren sie eine Metamorphose, in Folge deren besondere Empfindungsreize, Schall, Licht, Geschmacks- und Geruchsstoffe, auf die Endigungen der sensibeln Nerven erregend einwirken können.

Die Entwicklung von Tastapparaten beginnt mit der frühesten Differenzirung der organischen Substrate, und sie geht hier Hand in Hand mit der Ausbildung besonderer Bewegungswerkzeuge. Schon das Wimperkleid der Infusorien (Fig. 3, S. 27) haben wir als eine Umgestaltung des Protoplasmas aufzufassen, welche der Ortsbewegung und der Tastempfindung gleichzeitig dient. In zwei Momenten wird die Bedeutung der Wimpern als Tastorgane zu suchen sein: einerseits in der gewaltigen Vergrößerung der tastenden Oberfläche, anderseits in ihrer Eigenschaft als ausgestreckte Fühlwerkzeuge des Körpers zu dienen. Diese Umstände sind es, welche offenbar in der ganzen Reihe der Wirbellosen die Entwicklung solcher Tastapparate begünstigt haben, die als Auswüchse der äußern Körperbedeckung eine gewisse Wirkung in die Ferne ermöglichen. Bei entwickeltem Nervensystem sitzen dann diese Tastapparate immer zugleich an Stellen, die durch Nervenreichthum bevorzugt sind. Hierher gehören die eigenthümlichen Fangfäden und Saugfüßchen der Polypen, Quallen und Echinodermen, die bei den frei lebenden Würmern und Mollusken

fast durchgängig an verschiedenen Stellen des Körpers, namentlich aber am Kopfende vorkommenden Fühler, endlich die an den Gliedmaßen und Antennen der Arthropoden befindlichen Tastsläbchen. Während die Cilien der Protozoen und zum Theil selbst noch die Fühlfäden der Cölenteraten die Function von Tast- und Bewegungswerkzeugen in sich vereinigen, besitzen die analogen Körperanhänge der höheren Wirbellosen durchaus nur die Bedeutung von Tastapparaten, und diese gewinnen, indem sensible Nerven an ihrer Basis sich ausbreiten, eine erhöhte Empfindlichkeit. So sind namentlich die Tentakel der Mollusken und Arthropoden in der Regel von ansehnlichen Nerven versorgt. Die Taststäbchen der Insekten sitzen auf eigenthümlichen Endzellen der sensibeln Nerven auf. Diese Zellen allein sind die empfindlichen Theile, während die Taststäbchen selbst unempfindliche Verlängerungen sind, deren Bewegungen aber ihrer Basis sich mittheilen. Damit vollzieht sich schon der Uebergang zu den höher entwickelten Tastorganen, bei denen die empfindlichsten Theile nicht als Verlängerungen erscheinen, welche mit den äußeren Objecten in nächste Berührung kommen, sondern sich in der Gestalt besonderer Sinnesepithelzellen, in oder zwischen denen die Tastnerven endigen, unter der Oberfläche der Haut verbergen. Wo besondere Bedürfnisse fühlerartige Verlängerungen des Tastorgans verlangen, da sind dann diese wieder selbst unempfindlich, stehen aber mit empfindlichen Nervenendigungen in Verbindung. Hierher gehören, als Gebilde, die völlig jenen Taststäbchen der Arthropoden analog sind, die Zähne, Haare, Nägel und andere hornartige Auswüchse der Oberhaut bei den höheren Thieren. Es sind dies Einrichtungen, die als Verlängerungen des Tastorgans annähernd dasselbe leisten wie die Fühlfäden der Wirbellosen, bei denen aber dem Sinnesorgan selbst ein höheres Maß des Schutzes gewährt ist. Bei manchen im Zusammenhange mit dem Tastorgan stehenden Bildungen der Thiere kann man übrigens zweifelhaft sein, ob sie den gewöhnlichen Tastorganen zuzurechnen sind oder eigenthümliche Sinnesempfindungen vermitteln, welche die besonderen Lebensbedingungen der sie besitzenden Thiere mit sich bringen. Unter dieser Voraussetzung hat man in der That becherförmige Gebilde, die in der Haut der Fische gefunden werden, als Organe eines *sechsten* Sinnes angesprochen[1]). Immerhin dürfte es wahrscheinlicher sein, dass diese Organe, denen ähnliche Vorrichtungen in der Haut mancher Würmer entsprechen, entweder den Tast- oder den Geschmacksapparaten zuzurechnen sind. Durchgängig bei in Wasser lebenden Thieren vorkommend mögen sie Empfindungen vermitteln, die

---

1) LEYDIG, Handbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857, S. 196 f. SCHULTZE, Archiv f. mikrosk. Anat. VI, S. 44 f.

entweder mit den Strömungen des Wassers oder mit dessen chemischer Beschaffenheit veränderlich sind.

Unter den speciellen Sinnesorganen sind es die Geschmacks- und Geruchswerkzeuge, deren morphologische Ausbildung am nächsten an diejenige der Tastapparate sich anschließt. Wenn bei den Wirbellosen bis herauf zu den Arthropoden und Mollusken bestimmte Organe, die der Geschmacks- und Geruchsempfindung dienen, nicht nachzuweisen sind, so dürfte der Grund eben darin liegen, dass gewisse empfindlichere Tastwerkzeuge zugleich durch Geruchs- und Geschmackseindrücke in eigenthümlicher Weise erregt werden. Die weite Verbreitung der entsprechenden Empfindungen auch unter den Wirbellosen kann ja nach dem physiologischen Verhalten der Thiere nicht zweifelhaft sein. Die Auswahl unter den Nahrungsstoffen geschieht in den meisten Fällen sichtlich unter der Leitung des Geschmackssinns, bei der Erkennung der Nahrung aus der Ferne wirkt in der Regel der Geruchssinn mit. So deutet man denn in der That manche cilientragende Tastzellen der Wirbellosen oder gewisse vorzugsweise bei der Nahrungssuche betheiligte Tasthaare, wie sie bei den höheren Mollusken in der Nähe der Athmungsorgane, bei den Insekten an den Antennen vorkommen, als Geruchsorgane. Wo aber selbst der Beginn einer solchen Differenzirung noch nicht nachzuweisen ist, da dürften die mit hoher Tastempfindlichkeit begabten Fühlfäden der niederen Wirbellosen zugleich mehr als andere Stellen der Hautoberfläche chemischen Einwirkungen zugänglich sein und auf diese Weise als Riech- und Geschmacksorgane functioniren. Eine deutliche Scheidung dieser beiden in ihrer Leistung verwandten Organe vollzieht sich erst bei den Wirbelthieren. Auch in ihrer entwickeltsten Form bewahren sie aber eine gewisse Verwandtschaft mit den Tastapparaten. Die Endigungen des Geruchsnerven entsprechen jener niedrigeren Bildung eines Tastorgans, wo dieses in der Form bewimperter oder stäbchenförmiger Fühler den Objecten zugekehrt ist: cilientragende oder stäbchenförmig verlängerte Zellen, in denen die Fasern des Sinnesnerven endigen, bilden bis zum Menschen herauf die wesentliche Einrichtung der Geruchsfläche (s. unten Fig. 96). Das Geschmacksorgan dagegen folgt der Bildung jener höher entwickelten Tastapparate, die sich unter der Hautoberfläche verbergen: die Zellen, in welchen der Geschmacksnerv endigt, liegen in becherförmigen Vertiefungen, die mit den oben erwähnten eigenthümlichen Seitenorganen der Fische eine gewisse Aehnlichkeit besitzen. (S. unten Fig. 97 und 98.)

Unter den höheren Sinneswerkzeugen scheinen die Hörorgane aus einer Umwandlung wimpertragender Theile der Körperbedeckung hervorzugehen. Da die Cilien leicht durch starke Schallerregungen in Schwingung

versetzt werden, so wird schon bei den wimpertragenden Protozoen der Schall die Wirkung eines Tastreizes besitzen; auch mag auf der niedrigsten Entwicklungsstufe die Schallempfindung der Thiere selbst in ihrer Qualität der Tastempfindung noch nahe stehen. Jene Umwandlung besteht aber darin, dass eine Reihe wimpertragender Zellen in einer dicht unter der Körperbedeckung gelagerten Kapsel sich abschließt, während sich in der Höhle der Kapsel ein geschichtetes Kalkconcrement, der sogenannte Otolith, ablagert, der nun durch die Schwingungen der Cilien bewegt wird (Fig. 84). Seltener erscheinen wimperfreie Bläschen, die aber ebenfalls einen Otolithen enthalten, als unverkennbare Hörorgane: so bei manchen Mollusken und Würmern und selbst noch in der Classe der Fische bei den Cyclostomen. Die Function des Otolithen besteht wahrscheinlich darin, dass er sowohl bei Bewegungen des Körpers wie bei starken Schalleindrücken in Vibrationen geräth, welche sich den Wänden der Otocyste und dadurch den Nervenenden mittheilen. Der Otolith ist so das einfache Vorbild der zum Theil sehr verwickelten Beschwerungsapparate, die wir in den Gehörorganen der höheren Thiere antreffen werden. Diese niederen Hörorgane selbst aber scheinen die Functionen eines dem Tastsinne zugeordneten statischen Organes und eines schallpercipirenden Apparates noch vollständig zu vereinigen [1].



Fig. 84. Hörorgan einer Muschel (Cyclas). (Nach Leydig.) *c* Gehörkapsel. *e* Wimperzellen. *o* Otolith.

Ein einfaches Organ dieser Art dürfte, insofern ihm überhaupt neben seiner Bedeutung als statischer Tastapparat noch Hörfunctionen zukommen sollten, kaum zur Unterscheidung von Schalleindrücken verschiedener Qualität befähigt sein. Ein wichtiger Fortschritt der Entwicklung besteht nur darin, dass an die Stelle der Wimpern stärkere haarförmige Fortsätze treten, welche in ihrer Länge und Masse beträchtlicher von einander abweichen. Solche Einrichtungen sind namentlich in den verschiedenen Ordnungen der Arthropoden nachzuweisen. Häufig finden sich dann zugleich statt eines einzigen Otolithen sandähnliche Anhäufungen kleiner Concremente, durch welche die Hörhaare beschwert sind. Die Abweichungen in den Dimensionen der Hörhaare aber weisen auf eine beginnende Anpassung an Klänge von verschiedener Höhe hin (Fig. 85). In der That konnte Hensen durch directe Beobachtungen bestätigen, dass durch verschiedene Töne verschiedene Hörhaare in Schwingungen versetzt werden [2].

1) Ueber die statischen Functionen des Otolithenapparates bei den Cölenteraten, Cephalopoden und Crustaceen vgl. Delage, Arch. de Zool. 2, V, 1887, und M. Verworn, Pflüger's Archiv L, S. 423 ff.
2) Hensen, Zeitschr. f. wiss. Zoologie XIII, S. 374.

Abweichend sind die Gehörorgane mancher Insekten insofern gebildet, als sie der Otolithen entbehren, dafür aber solidere Endgebilde der Nerven in der Form von Stäbchen besitzen, welche wahrscheinlich ebenfalls durch abweichende Dimensionen verschieden abgestimmt sind; diese Hörstäbchen werden dann von einer an der Körperoberfläche gelegenen trommelfellartigen festen Membran überzogen, die der Zuleitung des Schalls dient. Schon diese Abweichungen bei sonst nahe verwandten Thieren machen es nicht wahrscheinlich, dass die Bildung der Gehörapparate aus einer gemeinsamen Entwicklung hervorgehe. Selbst in denjenigen Fällen, wo das Organ in der gewöhnlichen Form der Otocyste vorkommt, würde diese Annahme, abgesehen von der abweichenden Entwicklung einander nahe verwandter Thiere, durch die Thatsache widerlegt, dass die Gehörorgane an außerordentlich wechselnden Stellen des Körpers auftreten. Bei den Medusen liegen sie am Rand des Schirms, bei vielen Mollusken im Fuß, bei andern am Kopf, bei den Krustern im Basalglied der Antennen oder an andern Körpertheilen, bei den Insekten am Thorax, in den Schienen der Vorderbeine u. s. w. Entsprechend variirt auch die Zahl der Organe. Angesichts dieser Verhältnisse lässt sich nicht daran zweifeln, dass mehrere von einander unabhängige Entwicklungen zur Ausbildung von Gehörapparaten geführt haben. Das nämliche gilt von dem Auge, welches, wie wir unten sehen werden, bei den Wirbellosen ebenfalls in seiner Lage mannigfach wechselt. Da gleichwohl in diesen Fällen der Bau der Sinnesorgane in hohem Grade gleichförmig ist, so muss man wohl schließen, dass dies in der Gleichförmigkeit der Ursachen begründet sei, welche die Differenzirung der Organe herbeiführten.

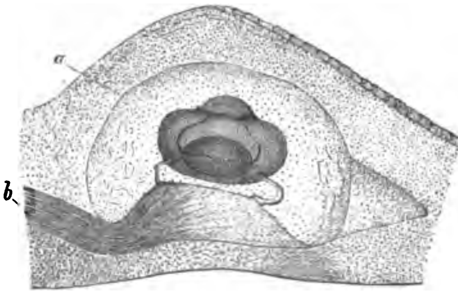


Fig. 85. Hörorgan eines Krebses (Mysis). (Nach HENSEN.) *a* Otolithensack, einen geschichteten Otolithen enthaltend. *b* Hörnerv. Von dem Kranz der Haare, welche den Otolithen tragen, ist rechts ein größeres, links ein kleineres abgebildet.

Erst bei den Wirbelthieren wird der genetische Zusammenhang der Hörwerkzeuge deutlich sichtbar. Nicht bloß trennt sich hier das paarige Gehörbläschen, das auf seiner frühesten Stufe noch ganz der Otocyste der Wirbellosen gleichkommt, überall an der nämlichen Stelle vom Ektoderm, sondern auch seine weiteren Gliederungen bilden eine zusammenhängende Entwicklungsreihe. Aus der einen Hälfte des meistens durch eine Einschnürung sich theilenden Gehörbläschens wachsen schon bei den Fischen die in allen Wirbelthierclassen im wesentlichen ähnlich gestalteten

Bogengänge hervor, aus der andern Hälfte entwickelt sich die Schnecke, die erst bei den Säugethieren ihre vollkommene Gestalt gewinnt (Fig. 86). Hiermit ist erst die Scheidung des eigentlichen Gehörorgans und des noch vollständig dem Tastsinne zuzurechnenden statischen Organs vollendet: denn das letztere zieht sich nun vollständig auf den Apparat der Bogengänge mit ihren Ampullen zurück, während in der Schnecke die den Fasern des Hörnerven angefügten Endapparate eine Ausbildung erlangen, die sie zur gesonderten Uebertragung von Schallschwingungen verschiedener Geschwindigkeit auf die Hörnerven fähig macht[1]).

Das Auftreten von Sehwerkzeugen im Thierreich ist stets an die Ablagerung lichtabsorbirenden Pigmentes gebunden. Hierauf gründet sich die Annahme, dass die sogenannten Augenflecken im Protoplasma der Protozoen als primitivste Form eines Sehorgans zu deuten seien. Aehnliche Augenflecken finden sich noch bei Würmern und Echinodermen, wo sie meistens in der Nähe der centralen Ganglien gelagert sind und wahrscheinlich von hier entspringenden Nervenfasern, deren Nachweisung aber noch nicht überall gelungen ist, versorgt werden. Auf einer nächsten Stufe, die bei vielen Plattwürmern, den Räderthieren und Seesternen verwirklicht ist, sehen wir die Nerven in eigenthümlich modificirten Zellen, welche von Pigment umgeben sind, den Retinastäbchen (auch Krystallstäbchen genannt), endigen. Treten solche Stäbchen in gehäufter Form auf, so bilden sie die erste Anlage eines zusammengesetzten Auges. Aber schon während sie isolirt vorkommen, kann eine dritte Stufe der Entwicklung erreicht werden, indem vor ihnen ein linsenförmig gekrümmter

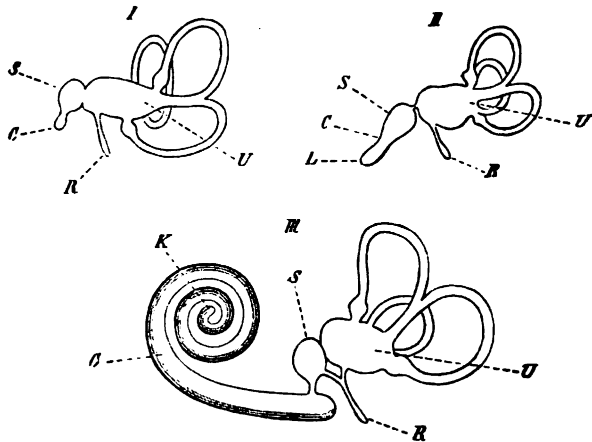


Fig. 86. Entwicklung des Gehörlabyrinths bei den Wirbelthieren, schematisch. (Nach WALDEYER.) *I* vom Fisch, *II* vom Vogel, *III* vom Säugethier. *US* Vorhof. *U* Vorhofsabtheilung der Bogengänge (Utriculus). *S* Vorhofsabtheilung der Schnecke (Sacculus). *C* Schnecke. *L* Ausbuchtung derselben beim Vogel (Lagena). *K* Schneckenkuppel. *R* Ausbuchtung des Vorhofs (Recessus labyrinthi).

1) RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I, II. Stockholm 1881—1884.

durchsichtiger Körper als erste Andeutung eines lichtbrechenden Mediums auftritt. Bei den Medusen werden solche Augen in den Randbläschen der Scheibe in gehäufter Zahl und in unmittelbarer Nachbarschaft primitiver Hörorgane beobachtet (Fig. 87).

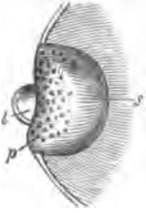


Fig. 87. Sehorgan einer Meduse (Lizzia Köllikeri). (Nach O. und R. HERTWIG.) *l* Linse. *p* Pigment. *s* Retinastäbchen.



Fig. 88. Auge einer Spinne. (Nach LEYDIG.) *L* Linse, von der Chitinschichte (*e*) des Integumentes gebildet. *s* Vorderer Theil der Retinastäbchen, *p* deren hinterer Theil mit dem Pigment. *g* Ganglienzellen.

An diese niederen Entwicklungsformen des Sehorgans schließt sich unmittelbar das einfache Auge mancher Arthropoden, wie der Spinnen, an. Nur darin verräth sich eine weitere Differenzirung, dass die Retinastäbchen in zwei Abschnitte zerfallen, von denen der hintere durch Pigmentscheidewände ausgezeichnet ist, und dass Ganglienzellen zwischen die Stäbchen und die Sehnervenfasern eingelagert sind (Fig. 88). Da es diesen Augen noch gänzlich an Vorrichtungen zu Aenderungen des Brechungszustandes der Linse mangelt, so werden wir auch bei ihnen den lichtbrechenden Körpern wesentlich noch die Function einer Concentration der Lichtstrahlen zum Behuf der Verstärkung der Empfindungen zuschreiben, höchstens aber Anfänge einer räumlichen Sonderung der letzteren durch die das untere Ende der Retinastäbchen umhüllenden Pigmentscheiden vermuthen dürfen.

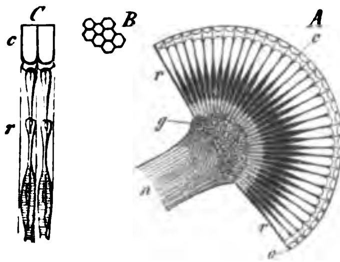


Fig. 89. *A* Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Arthropodenauge. *n* Sehnerv. *g* Ganglienanschwellung desselben. *r* Retinastäbchen. *c* Facettirte Hornhaut. *B* Hornhautfacetten von der Fläche gesehen. *C* Zwei Retinastäbchen mit ihren Cornealinsen.

In dieser Beziehung zeigen erst die zusammengesetzten Augen der Crustaceen und Insekten eine wesentliche Vervollkommnung. Wahrscheinlich aus einer großen Zahl ursprünglich getrennter einfacher Augen hervorgegangen, zeigt jedes zusammengesetzte Auge ebenso viele der Außenwelt zugekehrte lichtbrechende Körper, als es Retinastäbchen besitzt. Indem jene Körper mit einander verschmelzen, bilden sie eine facettirte Hornhaut (Fig. 89). Deutlicher noch als beim einfachen Auge zerfällt hier jedes Retinastäbchen in zwei Theile, in einen vorderen durchsichtigeren, das sogenannte Krystallstäbchen, und in einen nach hinten gekehrten dichter von Pigment umhüllten

undurchsichtigeren, das eigentliche Retinastäbchen. Beide grenzen in Fig. 89 bei *r* an einander. Im hinteren Theil, der sich leicht von dem vorderen loslöst, bemerkt man, wie M. SCHULTZE gefunden hat, häufig eine axillare Nervenfibrille [1]). Hiernach ist es wahrscheinlich, dass der vordere Abschnitt, das Krystallstäbchen, als lichtbrechender Körper functionirt, während in dem hinteren, dem eigentlichen Retinastäbchen, die Transformation in die Sehnervenerregung stattfindet. Durch die Pigmentscheiden, welche die Stäbchen umhüllen, wird eine Vermischung der in den benachbarten Krystallstäbchen zugeleiteten Lichtstrahlen verhütet, eine Einrichtung, die offenbar auf eine vollkommenere Ausbildung des räumlichen Sehens abzielt. In den Pigmentscheiden finden sich außerdem Muskelfasern, durch deren Contraction der Brechungszustand der Krystallkegel Aenderungen erfährt. Da an den Augen der Insekten die Hornhautfacetten linsenförmig gekrümmt sind, so dass schon durch einen einzigen Krystallkegel ein Bild eines ausgedehnten Gegenstandes entworfen werden kann, so hat man geschlossen, jede Facette entspreche einem selbständigen Auge, es handle sich also hier um eine Verbindung vieler einzelner Augen zu einem zusammengesetzten Sehorgan [2]). Dieser Ansicht widerstreitet jedoch schon der Umstand, dass jedem Krystallkegel nur ein Retinaelement entspricht, sowie die Thatsache, dass bei den Krebsen die Hornhautfacetten gewöhnlich flach sind [3]). Dagegen wird die zuerst von J. MÜLLER [4]) ausgesprochene Vermuthung, dass das zusammengesetzte Auge ein musivisches Sehen vermittle, auch durch die Beobachtung bestätigt, dass das Netzhautbild im Insektenauge kein umgekehrtes, sondern ein aufrechtes ist [5]). Demnach muss hier die räumliche Sonderung der Eindrücke dadurch zu Stande kommen, dass die verschiedenen Krystallkegel nach verschiedenen Richtungen gekehrt sind.

Obgleich das musivische Auge dem einfachen der Arachniden und niederen Wirbellosen ohne Zweifel weit überlegen ist, so entwickelt sich doch das vollkommenste Sehorgan offenbar aus dieser letzteren Form. Schon in der Classe der Würmer, in deren einzelnen Abtheilungen die verschiedensten Entwicklungsformen des Sehorgans bis zu völligem Mangel desselben angetroffen werden, findet sich bei den im Meere lebenden Alciopiden eine zusammengesetzte Structur des einfachen Auges, welche eine Brechung des Lichtes und eine Sonderung der von verschiedenen

---

1) M. SCHULTZE, Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

2) GOTTSCHE, Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1852, S. 483. LEYDIG, Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864.

3) LEUCKART, Organologie des Auges, in GRAEFE und SAEMISCH, Handbuch der Augenheilkunde, II, 1. S. 295.

4) Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns. Leipzig 1826, S. 337.

5) EXNER, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 3. Abth. XCVIII, S. 13 ff.

Richtungen herkommenden Strahlen mit wesentlich denselben Hülfsmitteln zu Stande bringt, die im Auge des Menschen zur Anwendung kommen (Fig. 90). Die äußere Haut wird an der Stelle wo sie das Auge überzieht durchsichtig und bildet so eine einfache Hornhaut (*c*), hinter der die geschichtete Linse (*l*) gelegen ist. Zwischen ihr und den Retinastäbchen findet sich ein durchsichtiger Glaskörper (*h*). Die Retinastäbchen (*b*) aber, welche die Pigmentschichte (*p*) durchsetzen, zerfallen auch hier in zwei Glieder, in den nach vorn gekehrten Krystallkegel und in das nach hinten von der Pigmentschichte gelegene eigentliche Retinastäbchen. Von dieser Bildung unterscheidet sich das vollkommenste Auge in der Classe der Wirbellosen, dasjenige der Cephalopoden, wesentlich nur dadurch, dass sich in ihm die Linse von der Cornea entfernt, wodurch eine vordere Augenkammer entsteht, und dass, im Zusammenhang mit der freieren Beweglichkeit, welche so die Linse gewinnt, ein deutlicher ausgebildeter Accommodationsapparat die Linse umgibt. Alles dies sind Einrichtungen, die bereits vollkommen dem Wirbelthierauge gleichen. Nur in einer Beziehung erfährt das letztere noch eine wesentliche Metamorphose: in der Anordnung der Retinaelemente. Während diese im Auge aller Wirbellosen nach vorn gekehrt sind, so dass sich die Sehnervenfasern hinten in sie einsenken, bilden im Auge der Wirbelthiere die Nervenfasern die vorderste, zunächst dem Glaskörper benachbarte Retinaschichte, und auch die andern Elemente der Retina erfahren eine vollständige Umkehrung ihrer Lage, indem von vorn nach hinten auf die Opticusfasern zunächst eine ganglióse Schichte und auf diese die Schichte der Retinastäbchen folgt. An ihnen entspricht dann das innere Glied dem eigentlichen Retinastäbchen, das äußere dem Krystallstäbchen im Auge der Wirbellosen. Das Pigment endlich lagert sich in zusammenhängender Schichte auf die äußere Fläche der Netzhaut. Auf die physiologische Bedeutung dieser Veränderungen werden wir unten zurückkommen.

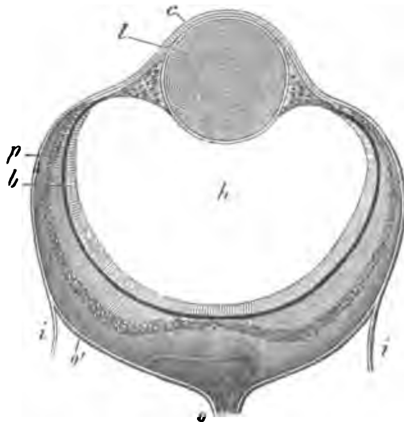


Fig. 90. Auge einer Alciopide. (Nach GREEFF.) *i* Integument, als Hornhaut *c* die Vorderfläche des Auges überziehend. *l* Linse. *h* Glaskörper. *o* Sehnerv. *o'* Ausbreitung desselben. *p* Pigmentschichte. *b* Stäbchenschichte.

4. Structur und Function der entwickelten Sinneswerkzeuge.

Nachdem wir die allmähliche Entwicklung der Empfindungsorgane verfolgt haben, bleibt uns noch übrig auf die Structur der entwickelten Sinneswerkzeuge des Menschen und der höheren Thiere einen Blick zu werfen, um dabei gleichzeitig zu prüfen, inwiefern die Structurverhältnisse über die physiologischen Vorgänge der Sinneserregung und damit indirect auch über die Entstehung der Empfindungen Aufschluss geben. Hinsichtlich der Bildung der mannigfachen Hülfsapparate, welche namentlich die Function der höheren Sinnesorgane, Auge und Ohr, unterstützen, muss hierbei auf die anatomischen Darstellungen verwiesen werden, da wir uns an dieser Stelle auf die Untersuchung der unmittelbar beim Empfindungsacte betheiligten Elemente beschränken.

Beginnen wir auch hier mit dem allgemeinen Sinn, dem Tastsinn, so lässt sich eine doppelte Endigung der die Tast- und Gemeinempfindungen vermittelnden sensibeln Nerven unterscheiden: erstens eine freie Endigung der einzelnen Fasern zwischen den Zellen der Oberhaut und anderer Gewebe, und zweitens eine Endigung in speciellen Sinnesapparaten von mehr oder minder zusammengesetzter Beschaffenheit.

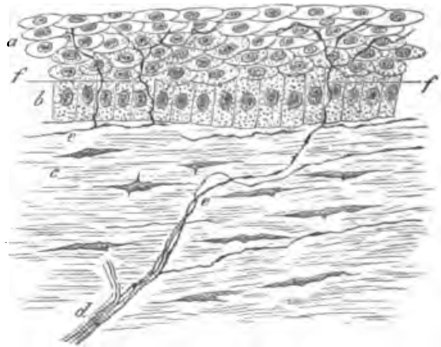


Fig. 91. Endigung sensibler Nerven in der Hornhaut des Kaninchens. (Nach Frey.) *a* ältere, *b* jüngere Epithelzellen der Vorderfläche. *c* Hornhautgewebe. *d* Nerv. *e* Primitivfibrillen. *f* Ausbreitung derselben im Epithel.

Wahrscheinlich gilt die Form der freien Endigung für die große Mehrzahl der sensibeln Nerven; denn auf weiten Strecken der Haut finden sich die specifischen Endapparate nur spärlich verbreitet, und noch seltener kommen diese in den innern Organen vor, welche Gemeinempfindungen vermitteln. Unmittelbar vor ihrer freien Endigung pflegen sich die Nervenfasern in feine, einen Terminalplexus bildende Fibrillen zu spalten, wie am deutlichsten an der die Hornhaut des Auges überziehenden Epithelschichte zu beobachten ist (Fig. 91)[1]. Ein Uebergang der Fibrillen in Ober-

[1] Cohnheim, Virchow's Archiv, XXXVIII, S. 343. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig 1868. Engelmann, Die Hornhaut des Auges. Leipzig 1867, S. 15. Izquierdo, Beiträge zur Kenntniss der Endigung der sensibeln

hautzellen oder in besondere zwischen den letzteren gelegene Endzellen ist mehrfach behauptet worden, konnte aber von den meisten Beobachtern nicht bestätigt werden[1]).

Specielle Endapparate, die sichtlich zur Aufnahme und Uebertragung der Reize an die Nervenfasern bestimmt sind, treten uns theils in der Haut, theils in empfindlichen Schleimhäuten, wie der Bindehaut des Auges, theils endlich in verschiedenen inneren Organen, wie in den Gelenkkapseln und im Mesenterium mancher Thiere, entgegen. Die beiden einfachsten Formen sind die Tastzellen (Tastkugeln, Tastkolben) auf der einen und die Endkolben auf der andern Seite. Die Tastzellen treten in einer

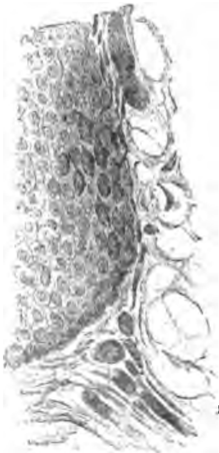


Fig. 92 A. Kleinere Tastzellen aus der Epidermis des Schweinsrüssels, mit an sie herantretenden Nervenfasern, mit Goldchlorid behandelt, durch die dunklere Färbung von den Oberhautzellen verschieden. (Nach Kölliker.)

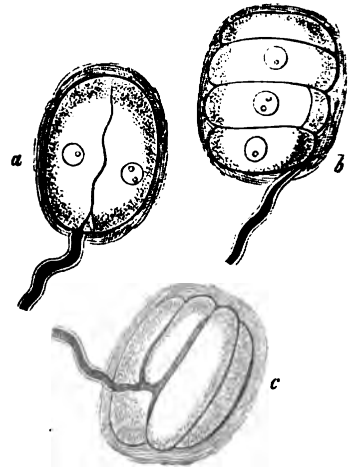


Fig. 92 B. Größere Tastzellen: *a* aus der Wachshaut des Entenschnabels; *b* und *c* von Zungenpapillen desselben Thieres. (Nach Frey.)

kleineren und einer größeren Form auf. Die erstere liegt in der Tiefe der Oberhaut, wo die Endfibrillen entweder direct an sie selbst oder an eine ihr anliegende kleine Scheibe, die Tastscheibe, herantreten (Fig. 92 A).

Nerven. Straßburg 1879. Nach Kühne und Izquierdo sollen übrigens die im eigentlichen Hornhautgewebe (*c* Fig. 91) endigenden Primitivfibrillen in die protoplasmatischen Ausläufer der Corneazellen übergehen. (A. a. O. S. 25.)

1) So beschrieb Hensen (Archiv f. mikroskop. Anat. IV, S. 116) in der Haut des Frosches ein Eindringen der Primitivfibrillen in die Oberhautzellen, Langerhans (Virchow's Archiv, 1868, S. 111) in der Haut des Menschen eine Verbindung der Fibrillen mit besonderen sternförmigen Zellen im Rete Malpighi. Diese Langerhans'schen Zellen stehen aber nach allen späteren Beobachtern nicht im Zusammenhang mit Nervenfasern. (Vgl. Kölliker, Gewebelehre, 6. Aufl. I S. 170 ff.)

Die größere Form besteht aus zwei oder mehreren umkapselten größeren Zellen, den Deckzellen, zwischen denen sich scheibenförmige Gebilde, die Tastscheiben, befinden. Die letzteren sind in der Regel parallel der Hautoberfläche gelagert (Fig. 92 *B*). Nach Merkel, dem Entdecker dieser Gebilde, dringen die Endfasern in die Zellen selbst ein, nach den meisten andern Beobachtern endigen sie entweder frei an den Tastscheiben oder in denselben. Uebrigens sind diese wahrscheinlich als umgewandelte Zellen aufzufassen [1]).

Die von W. Krause aufgefundenen Endkolben bestehen aus einer Kapsel, in welche eine oder mehrere Nervenfasern eintreten; diese endigen hier frei und meistens, wie es scheint, mit knopfförmigen Anschwellungen in dem dickflüssigen Inhalt der Kapsel, welcher aus dem Protoplasma mit einander verschmolzener Zellen hervorgegangen ist (Fig. 93). Diese beiden einfachen Endapparate scheinen nun eine wachsende Differenzirung erfahren zu können. Als complicirte Tastkugeln sind wahrscheinlich die Tastkörper zu betrachten, welche gleich jenen vorzugsweise auf der Tastfläche der äußeren Haut, beim Menschen z. B. besonders zahlreich an den Fingerspitzen, vorkommen. Auch sie bestehen aus einer Kapsel, welche von zahlreichen Zellen erfüllt ist; die letzteren scheinen aber hier comprimirt und verklebt zu sein, so dass nur noch ihre Kerne deutlich zu erkennen sind. Mehrere markhaltige Nervenfasern dringen in das Innere des Kolbens ein (Fig. 94). Wie der Tastkörper aus der Tastkugel, so scheint sich endlich die letzte Form solcher Endapparate, der Vater'sche (oder Pacini'sche) Körper, aus dem Endkolben entwickelt zu haben. Diese Körper, welche die voluminöseste, oft über 2 Millim. in ihrer Länge erreichende Form sensibler Apparate darstellen, finden sich hauptsächlich in tiefer gelegenen Theilen, unter der Haut, außerdem im Mesenterium, in den Gelenkkapseln. Jeder derselben bildet ein mehrschichtiges Kapselsystem, in dessen Innerem ein von einem Nervenfaden durchzogener Canal sich befindet. Der Nervenfaden theilt sich zuletzt in mehrere, oft in zahlreiche Fibrillen, die schließlich in Endknospen auslaufen (Fig. 95) [2]).

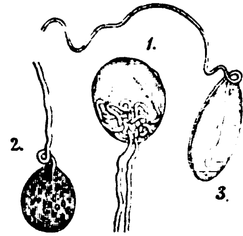


Fig. 93. Drei Endkolben aus der Bindehaut des Auges, vom Menschen. (Nach Kölliker.) *1* Mit zwei Nervenfasern, die innerhalb des Endkolbens einen Knäuel bilden. *2* Mit Fettkörnchen im Innern. *3* Mit einer Nervenfaser, die kolbenförmig im Innern endigt.

1) Merkel, Archiv f. mikroskop. Anatomie XI, S. 636, XV, S. 415. Ueber die Endigungen der sensibeln Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880.

2) Ueber die mannigfachen Abweichungen in der Form dieser Endigung vgl. die Abbildungen von Axel Key und Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1876, II, Tafel XXVIII.

Unsere Muthmaßungen über die physiologische Bedeutung dieser Endgebilde sind ganz und gar auf die Schlüsse beschränkt, die sich aus ihrer Structur und Verbreitungsweise entnehmen lassen. Mit Rücksicht auf die letztere liegt der Gedanke nahe, dass die Tastzellen und die Tastkörper Organe des eigentlichen Tastsinns, die Endkolben und VATER'schen Körper solche der Gemeinempfindungen sein möchten. Gleichwohl wird man hieraus noch nicht auf eine specifisch verschiedene Function dieser beiden Entwicklungsformen schließen dürfen. Denn erstens sind die Gemeinempfindungen selbst von den Empfindungen des Tastsinns wahrscheinlich nicht specifisch verschieden (S. 285); zweitens entbehren solche Flächen,

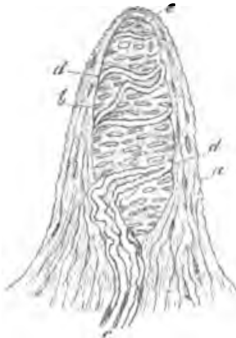


Fig. 94. Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen. (Nach KÖLLIKER.) *a* Rindenschichte der Papille, aus Bindesubstanz mit feinen elastischen Fasern bestehend. *b* Tastkörperchen, mit queren Kernen besetzt, *c* zutretende Nervenstämmchen. *d* Nervenfasern, die das Körperchen umspinnen. *e* scheinbares Ende einer solchen.

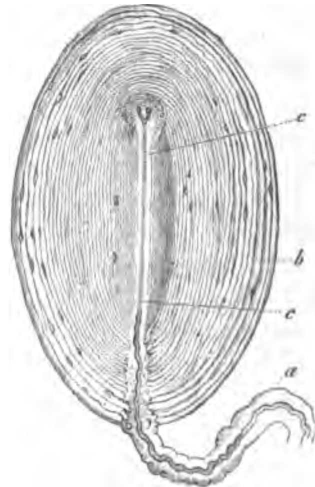


Fig. 95. VATER'scher Körper aus dem Gekröse der Katze. (Nach FREY.) *a* Nerv mit seiner Hülle. *b* Kapselsysteme des Körpers. *c* Axencanal, in welchem die Nervenfaser endigt.

wie die Conjunctiva, in denen sich nur Endkolben vorfinden, nicht der Tastempfindlichkeit; drittens sind die Hauptformen der Endapparate durchaus nicht in solcher Weise verschieden in ihrem Bau, dass sie gänzlich abweichende Transformationen der äußeren Reize vermuthen lassen, vielmehr scheint es, dass sie alle wesentlich den Zweck haben, die freien Endigungen der sensibeln Nerven theils mit einer schützenden Kapsel zu umgeben, theils ihnen eine feste elastische Unterlage gegenüber den Druckreizen darzubieten. Noch weniger kann daran gedacht werden, die verschiedenen Qualitäten des Tastsinns verschiedenen Formen dieser Endapparate zuzuweisen. Wäre letzteres der Fall, so könnten nicht die abweichenden Endgebilde an verschiedene Theile des Körpers vertheilt,

sondern sie müssten an jeder Stelle vereinigt sein, da wir überall Druck- und Temperaturreize empfinden. Am meisten aber spricht gegen derartige Deutungsversuche die oben schon hervorgehobene Thatsache, dass weite Strecken des Tastorgans, wie Rumpf und Hals, Schenkel und Arme u. a., der meisten dieser Endapparate entbehren, so dass, wenn z. B. die Tastkörper und Endkolben allein die Druckempfindungen vermitteln könnten, unsere Haut auf weiten Strecken gegen Druck unempfindlich sein müsste. Demnach werden wir in allen jenen Endorganen nur Hülfsapparate sehen können, welche zwar auf die Zuleitung der Sinnesreize, nicht aber auf die Beschaffenheit der von denselben in den sensibeln Nerven ausgelösten Erregungsvorgänge von Einfluss sind. Diese Vermuthung wird wesentlich durch den Umstand unterstützt, dass es nicht bloß zahlreiche freie Nervenendigungen an der Tastoberfläche gibt, sondern dass insbesondere auch in den Tastapparaten selbst die Fibrillen nicht in Zellen einzudringen, sondern frei zu endigen scheinen. Insbesondere fällt noch ins Gewicht, dass an der Oberfläche der Hornhaut, an der sich eine Menge feinster Endfibrillen zwischen den Oberhautzellen findet, die Tastapparate ganz fehlen und nur die Form der freien Endigung nachgewiesen werden konnte, während doch die Hornhaut für Druck- wie Temperaturreize empfindlich ist [1]). Hiernach darf man wohl annehmen, dass die Endapparate hier nicht an der specifischen Qualität der Empfindung betheiligt sind, sondern dass sie nur die Empfindlichkeit für mäßige Druckreize erhöhen, indem sie die Nerven mit straff gespannten elastischen Kapseln umhüllen, welche schwache Druckbewegungen leicht auf ihren Inhalt fortpflanzen, wogegen starke Einwirkungen durch sie ermäßigt werden. Zu diesen vorzugsweise in den Endkolben und VATER'schen Körpern ausgebildeten Schutzeinrichtungen kommt aber bei den Tastkugeln und Tastkörpern noch die polsterförmige Unterlagerung der den Kapselinhalt bildenden Zellen unter die Endausbreitung der Nerven, wodurch die Wirksamkeit schwacher Druckreize verstärkt werden muss. Für die Temperaturreize fehlt es bis jetzt an der Nachweisung jeder Art besonderer Endapparate oder solcher Einrichtungen, die etwa die Einwirkung der äußeren Reize begünstigen könnten. Auf diese Weise bleiben wir vorläufig auf die Voraussetzung angewiesen, dass in dem Tastorgan die Nervenfasern selbst die Träger der verschiedenen Erregungszustände sind, die wir als Druck, Wärme, Kälte oder Schmerz empfinden, und dass demnach die verschiedene Qualität dieser Empfindungen nicht in besonderen, den Reiz modificirenden Erregungen, sondern in den verschiedenen Vorgängen ihre Quelle hat,

1) WALTER, Ueber die Sensibilitätsverhältnisse der menschlichen Cornea. Diss. Erlangen 1878.

welche jene Reizformen direct im Nerven erzeugen. Da der Druck mechanische Erschütterung, die Wärme eine Beschleunigung der Molecularbewegungen und zugleich Steigerung der nutritiven Processe, die Kälte dagegen eine Abnahme dieser Processe zur Folge hat, so sind in diesen verschiedenen Wirkungen der Reize an sich zureichende Ursachen für abweichende Empfindungsqualitäten gegeben. Es bleibt aber allerdings die Schwierigkeit, dass es nicht bloß für die Druckreize, bei denen dies durch die Existenz besonderer Hülfsapparate im allgemeinen verständlich wird, sondern, wie wir sehen werden, auch für die Temperaturreize Punkte größter Empfindlichkeit auf der Hautoberfläche gibt, und dass diese sogar für Wärme und Kälte verschieden zu sein scheinen[1]. Aber es ist nicht undenkbar, dass diese qualitativen Differenzen der Reizbarkeit nicht an die Vertheilung verschiedener Endgebilde, sondern an die verschiedenartige Reizbarkeit der einzelnen Theile des Nervenverlaufs gebunden sind. Die Thatsache, dass die größte Druckempfindlichkeit überall den Endgliedern der Tastorgane, die größte Temperaturempfindlichkeit dagegen den Eintritts- und Verbreitungsorten der gröberen Nervenzweige der Haut zukommt, legt die Vermuthung nahe, dass die Endfibrillen am meisten durch Druck, größere Faserverbände dagegen durch Temperaturreize erregt werden. Die vorzugsweise Wirkung der Kälte auf gewisse Punkte, der Wärme auf andere könnte dann wieder auf äußeren Bedingungen beruhen, vermöge deren ein bestimmter Nervenzweig bald den Wirkungen der ersten, bald den entgegengesetzten der zweiten auf die Molecularbewegungen zugänglicher ist[2].

Den vier speciellen Sinnesorganen ist die Einrichtung gemeinsam, dass die Endfibrillen der Sinnesnerven in zellenartigen Gebilden endigen, welche sowohl die Bedeutung von Ganglienzellen wie die von metamorphosirten Epithelzellen besitzen. Am einfachsten gestalten sich diese Verhältnisse beim Geruchs- und Geschmacksorgan, wo die Endzellen in ihrem mittleren Theil als Ganglienzellen sich darstellen, die hinten in eine Axenfaser übergehen und vorn gegen die freie Sinnesfläche in einen epithelartigen Faden oder stiftförmigen Fortsatz auslaufen. Zwischen diesen nervösen Endzellen sind überall wahre Epithelzellen, sogenannte Stützzellen, gelagert. In der Geruchsschleimhaut sind die Riechzellen von Stützzellen von cylindrischer Form

---

1) Vgl. unten Cap. IX, 1.

2) Nimmt man, wie es die Structur und Verbreitung der speciellen Tastapparate durchaus nahe legt, für die Druckempfindung die freie Nervenendigung in Anspruch, so ließen sich am ehesten noch wegen ihrer muthmaßlich weiten Verbreitungsweise die kleineren MERKEL'schen Tastzellen als Endgebilde des Temperatursinns deuten. Aber der Umstand, dass im Hornhautepithel überhaupt nur eine freie Nervenendigung nachzuweisen ist, steht auch dieser Annahme im Wege.

umgeben (Fig. 96). Jene besitzen einen ovalen Zellkörper, der hinten in den Nervenfaden, vorn in einen stäbchenförmigen Fortsatz übergeht, welcher an der Oberfläche der Schleimhaut entweder mit einem abgestumpften Ende aufhört (bei den Säugethieren) oder in ein Büschel langer Cilien sich auflöst (bei den Amphibien und Vögeln)[1]. Von diesem Verhalten unterscheiden sich die Endorgane des Geschmackssinns schon dadurch, dass sie auf scharf begrenzte Stellen der Zungenschleimhaut beschränkt sind. Die Geschmackszellen liegen nämlich bei den Säugethieren in flaschenförmigen Vertiefungen der Schleimhaut, welche von einer eigenthümlich gestalteten Fortsetzung des Epithels ausgekleidet werden. Die in diesen Vertiefungen, den Schmeckbechern oder Geschmacksknospen (Fig. 97), gelagerten Stütz- oder Deckzellen sind von spindelförmiger Gestalt (Fig. 98 *b*); in dem von ihnen umschlossenen Hohlraum finden sich dann die eigentlichen Geschmackszellen (ebend. *a*). Sie sind ebenfalls spindelförmig, unterscheiden sich aber theils durch ihren größeren Kern, theils durch stark verjüngte Fortsätze, in welche ihre beiden Enden übergehen. Der nach innen gerichtete Fortsatz wächst wieder unmittelbar zu einem feinen Nervenfaden aus, der nach außen gerichtete endet entweder mit einem der Oberfläche zugekehrten kurzen stiftförmigen oder mit einem längeren cylindrischen Fortsatz: Stiftzellen und Stäbchenzellen (SCHWALBE). Die Nervenfasern bilden, ehe sie zu stärkeren Nerven sich sammeln, ein Geflecht, in welches auch Ganglienzellen eingeschaltet sind[2]. Offenbar

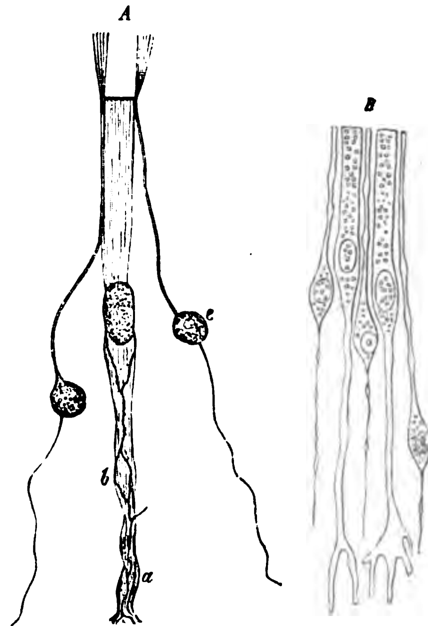


Fig. 96. *A* Epithelzelle und zwei Riechzellen vom Proteus, nach BABUCHIN. *a* Epithelzelle, mit großem ovalem Kern, das hintere Ende (bei *b*) mit feinen faserigen Fortsätzen versehen. *e* Riechzelle. *B* Epithel- und Riechzellen vom Menschen, nach M. SCHULTZE.

1) SCHULTZE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Halle 1862. BABUCHIN in STRICKER's Gewebelehre, S. 964 ff. EXNER, Sitzungsber. der Wiener Akad. 3. Abth. LXIII, LXV, LXXVI. SUCHANNEK, Arch. f. mikr. Anat. XXXVI, S. 375 ff. v. BRUNN, ebend. XXXIX, S. 632 ff.

2) Etwas abweichend verhalten sich die Geschmacksorgane der Amphibien. Bei ihnen bilden dieselben scheibenförmige Epithelinseln, auf welchen zwischen cylindrischen

sind also die Riech- und Geschmackszellen Endorgane von sehr ähnlicher Beschaffenheit. Bei beiden sind es stäbchen- oder cilienförmige Fortsätze der Zelle, auf welche zunächst die Sinnesreize einwirken. Solche Fortsätze können nun im allgemeinen leicht durch äußere Einwirkungen in Bewegung gesetzt werden, insbesondere aber gehören die chemischen Reizmittel zu den stärksten Erregern der Cilienbewegungen [1]).

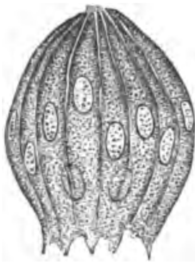


Fig. 97. Schmeckbecher aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens. (Nach Engelmann.)

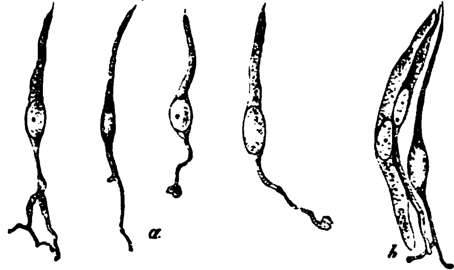


Fig. 98. *a* Geschmackszellen, *b* eine Geschmackszelle und zwei Deckzellen isolirt; aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens. (Nach Engelmann.)

Von den am Gehörapparat des Menschen und der höheren Thiere unterschiedenen Theilen, den Ampullen mit den Bogengängen und der Schnecke (Fig. 86 S. 295), stehen die ersteren, wie bereits bei der Entwicklung der Sinnesorgane bemerkt wurde, in den differenzirten Gehörorganen der höheren Thiere zu der qualitativen Mannigfaltigkeit der Schallempfindungen, namentlich zu den Klangempfindungen in keiner Beziehung mehr. Vielmehr scheinen dieselben ein dem äußeren Tastorgan zugeordneter Sinnesapparat zu sein, der innere Druckempfindungen vermittelt, welche an der Vorstellung des Körpergleichgewichts betheiligt sind. Immerhin machen es die physikalischen Eigenschaften dieses Apparates nicht unwahrscheinlich, dass auch stärkere Schallschwingungen als Druckreize auf ihn einwirken können, so dass der in der räumlichen Lage des peripherischen Organes und in der Vereinigung seiner Nervenfasern mit dem Stamm des Hörnerven zum Ausdruck kommenden genetischen fortan auch eine gewisse functionelle Beziehung entsprechen mag. Uebrigens stehen die Bauverhältnisse des Ampullenapparates in so engem Zusammenhang mit der Entwicklung der Vorstellungen von der

---

Epithelzellen die eigentlichen Geschmackszellen liegen. Diese sind hier ebenfalls spindelförmige, an einem Nervenfaden aufsitzende Zellen, welche aber nach vorn in einen gabelförmig gespaltenen Fortsatz übergehen. Vgl. Th. W. Engelmann, Stricker's Gewebelehre. S. 822 ff. Schwalbe, Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887, S. 38 ff. Hönigschmied. Zeitschr. f. wiss. Zoologie XXIX, S. 255.

1) Engelmann, Die Flimmerbewegung. Leipzig 1868, S. 33, 143.

eigenen Bewegung des Körpers, dass erst bei der Betrachtung der letzteren auf jene näher eingegangen werden kann[1].

In den Ampullen gehen die Nervenfibrillen in spindelförmige Zellen über, deren jede, von gewöhnlichen Cylinderepithelzellen umgeben, an ihrem freien Ende mit einem steifen haarförmigen Fortsatz versehen ist[2]. In der **Schnecke**, dem eigentlichen Endorgan des Gehörsinns, hängen die Fasern des Hörnerven mit Zellen zusammen, deren jede ein Büschel borstenförmiger Fortsätze trägt; auch hier sind diese Zellen von gewöhnlichen cylindrischen Epithelzellen umgeben. Charakteristisch für die Acusticusendigung sind aber nicht sowohl die Endgebilde selbst als vielmehr die ihnen beigegebenen Hülfsapparate.

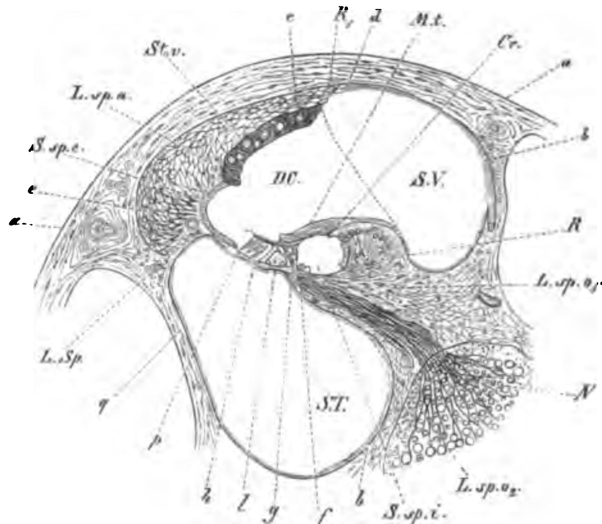


Fig. 99. Senkrechter Durchschnitt der zweiten Schneckenwindung von Vesperugo. Vergr. 100. (Nach Waldeyer.) *S. V.* Vorhofstreppe (scala vestibuli). *S. T.* Paukentreppe (scala tympani). *D.C.* häutiger Schneckencanal (ductus cochleae). *a* knöcherne Schneckenwand. *b* Periost. *e* Bindegewebspolster nach innen vom Periost. *d* Uebergangsstelle desselben in das Periost. *St. v.* innerster gefäßreicher Theil des Bindegewebspolsters (stria vascularis). *L. sp.* bindegewebiger Vorsprung, der in das Corti'sche Organ übergeht (ligamentum spirale). Nach oben davon ein ähnlicher kürzerer Vorsprung (*L. sp. a.* lig. spirale accessorium). *R* R_1 Reissner'sche Membran, nur durch eine punktirte Linie angedeutet. *N* Schneckennerv, die Schneckenspindel durchsetzend, unten mit Ganglienkugeln zusammenhängend. *R—Cr* Crista spiralis. *Cr* vorspringender Theil derselben (Gehörzähne). *L. sp.* o_1, *L. sp.* o_2 Lamina spiralis ossea; *L. sp.* o_1 deren vestibulare, *L. sp.* o_2 deren tympanale Lamelle. *S. sp. i.* Sulcus spiralis internus, zwischen der Crista und Lamina spiralis gelegen. *S. sp. e.* Sulcus spiralis externus, zwischen den beiden ligamenta spiralia. *M. t.* Membrana tectoria. *L. sp.—f.* Grundmembran. *p—f* Corti'sches Organ. *l* dünnste Stelle der Grundmembran mit den Corti'schen Bogen darüber. *h* äußere Haarzellen. *g* Region der inneren Haarzellen.

Jene Endgebilde liegen nämlich in einem Raume, der von zwei zwischen den knöchernen Wänden der Schnecke ausgespannten Membranen (der rein bindegewebigen membrana Reissneri und der unmittelbar die Nerven-

1) Vergl. Abschn. III, Cap. XI. 4.
2) M. Schultze, Müller's Archiv 1858, S. 343. Rüdinger, Stricker's Gewebelehre, S. 898.

endigungen tragenden Grundmembran, lamina basilaris) umschlossen ist (Fig. 99). Die bei der natürlichen Lage der Schnecke innere, oder, wenn man sich die Spitze nach oben gekehrt denkt, die untere dieser Membranen, die Grundmembran (*f—L Sp*), ist an einer knöchernen Leiste befestigt, welche den Windungen des Schneckencanals folgend in denselben von der Spindel der Schnecke aus vorspringt, als sogenannte Crista spiralis (*R—Cr*). Der freie Rand der Leiste besitzt eine gezahnte Beschaffenheit und bildet auf diese Weise die Gehörzähne (*Cr*). Die Grundmembran und die äußere oder (bei nach oben gekehrter Spitze) obere jener Membranen, die Vorhofsmembran (auch REISSNER'sche Membran genannt, $R—R_1$, in der Fig. nur punktirt angedeutet), umschließen zusammen den häutigen Schneckencanal (*D. C.*), welcher den Windungen der knöchernen Schnecke folgt, und durch welchen diese letztere in zwei Abtheilungen, in einen äußeren bz. oberen Gang, die Vorhofstreppe (*S. V.*), und in einen inneren bz. unteren, die Paukentreppe (*S. T.*), geschieden wird. Beide sind vollständig getrennt bis zur Schneckenspitze, wo sie durch eine Oeffnung mit einander communiciren. Die Vorhofstreppe mündet direct in den Vorhof: dem in ihr enthaltenen Labyrinthwasser theilen sich daher unmittelbar die Druckschwankungen mit, welche in der Flüssigkeit des Vorhofs entstehen, wenn die Membran des Vorhofsfensters (*o* Fig. 100), die mit dem Steigbügeltritt in Verbindung steht, durch die Gehörknöchelchen, denen das Trommelfell (*T*) seine Schwingungen mittheilt, in Bewegung geräth. Die Paukentreppe dagegen ist an ihrem äußern Ende, dem runden Fenster (*r*), durch eine besondere Membran, das Nebentrommelfell, gegen die Paukenhöhle geschlossen. Wird nun von den Gehörknöchelchen aus das Labyrinthwasser des Vorhofs in Bewegung gesetzt, so theilt sich diese der häutigen Schnecke und durch die letztere dem Labyrinthwasser der Paukentreppe mit, wie man sich nach POLITZER mittelst eines in das runde Fenster eingesetzten Manometers überzeugen kann [1]. Auf diese Weise müssen also auch die im häutigen

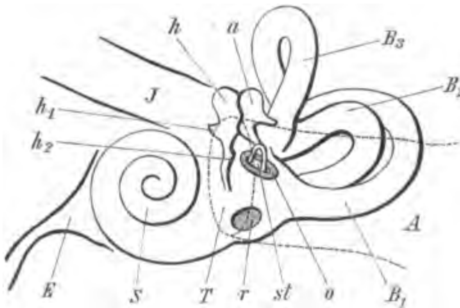


Fig. 100. Gehörlabyrinth mit den angrenzenden Theilen (halb schematisch). *A* äußerer Gehörgang (punktirt). *J* innerer Gehörgang (Weg des Hörnerven). B_1, B_2, B_3 Bogengänge. *S* Schnecke. *T* Trommelfell (punktirt). *E* Eustachische Röhre. *r* rundes, *o* ovales Fenster. *h* Hammer. *a* Ambos. *st* Steigbügel. h_1 kurzer Fortsatz des Hammers, Ansatzstelle des tensor tympani. h_2 langer Fortsatz (Griff) des Hammers, an das Trommelfell befestigt.

1) POLITZER, Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1861, S. 427.

Schneckencanal gelagerten Gebilde durch mechanische Erschütterungen, mögen dieselben ihnen von den Gehörknöchelchen oder durch das runde Fenster von der Luft der Paukenhöhle aus zugeleitet werden, in Bewegung gerathen[1]). Die zwischen der Vorhofs- und Grundmembran eingeschlossenen Theile, welche die Endigungen des Hörnerven enthalten, und welche man zusammen das CORTI'sche Organ nennt (*f*—*p* Fig. 99), sind nun auch hier mehr oder minder modificirte Epithelformen. Zunächst sind nämlich sowohl auf den innern an der Schneckenspindel befestigten (*f*) wie auf den äußern mit der Circumferenz des Schneckencanals verwachsenen Theil der Grundmembran (*L. Sp.*) einige Reihen gewöhnlicher Epithelzellen aufgelagert (*B* und *E* Fig. 101), dann folgen, nahe der Mitte der Grundmembran (bei *l* in Fig. 99), eigenthümliche bogenförmige Gebilde, die CORTI'schen Bogen oder Pfeiler (*C* Fig. 101), zwischen denen und der Grundmembran eine Wölbung frei bleibt. Man unterscheidet eine Reihe innerer (gegen die Schneckenspindel gekehrter) und eine Reihe äußerer Bogen (*a* und *b* Fig. 102), die beide an ihren Köpfen sehr fest

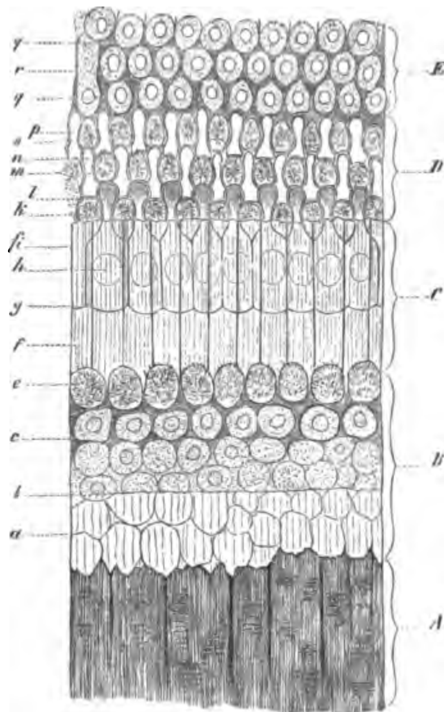


Fig. 101. CORTI'sches Organ vom Hunde, vestibuläre Flächenansicht. Vergr. 700. (Nach WALDEYER.) *A* Crista spiralis. *B* Epithel des sulcus spiralis internus (*S. sp. i* Fig. 99). *a* Zellen, welche unter den Gehörzähnen durchschimmern. *b* Grenzlinien der Gehörzähne. *c*, nach innen von der crista spiralis gelegene Epithelzellen mit cuticularem Maschengewebe zwischen denselben. *e* Innere Haarzellen. *C* CORTI'sche Bogen. *f* innere Pfeiler. *h* Köpfe der äußeren Pfeiler, letztere durch die Kopfplatten (*fi*) der inneren Pfeiler durchschimmernd (*c* Fig. 102). *D* äußere Haarzellen mit Theilen der netzförmigen Membran zwischen ihnen. *k*, *m*, *o* erste, zweite und dritte Reihe der äußeren Haarzellen. *l* Kopfplatten der äußeren CORTI'schen Bogen, auf welchen die erste Reihe der Haarzellen aufruht. *n*, *p* phalangenförmige Verlängerungen dieser Kopfplatten, auf denen die zweite und dritte Reihe der Haarzellen aufgelagert sind. *E* äußeres Epithel der Grundmembran, in den sulcus spiralis externus hineinreichend (*S. sp. e.* Fig. 99). *r* Epithelzellen. *q* Cuticulares Maschengewebe zwischen denselben.

[1]) Rücksichtlich der näheren Betrachtung der schallzuleitenden Apparate des Gehörorgans und ihrer physiologischen Bedeutung muss hier auf die anatomischen und physiologischen Darstellungen verwiesen werden.

verbunden sind, indem die Zahl der inneren Pfeiler bedeutend größer ist als die der äußern, so dass einer der letzteren immer zwischen den Köpfen mindestens zweier innerer Pfeifer eingekeilt ist. Auf diesen aus harter knochenähnlicher Substanz bestehenden Corti'schen Bogen ruhen nun die mit den Acusticusfasern zusammenhängenden Haarzellen. Man unterscheidet eine innere einfache Reihe solcher Zellen, welche den Verlängerungen der inneren Pfeiler, den sogenannten Kopfplatten derselben, aufsitzt (*c* Fig. 101, *f* Fig. 102), und mehrere äußere Reihen auf den äußeren Pfeilern. Die letzteren führen zu diesem Zweck ebenfalls Verlängerungen oder sogenannte Kopfplatten, welche in mehrere Glieder, ähnlich den Phalangen der Finger, abgetheilt sind; jedes dieser Glieder entspricht

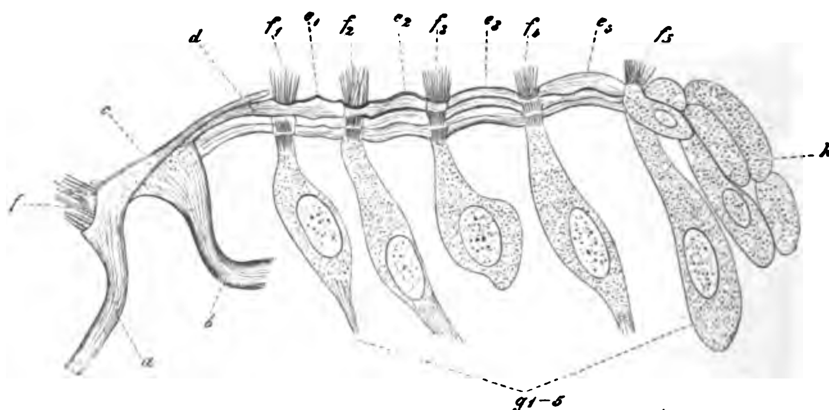


Fig. 102. Bestandtheile des Corti'schen Organs vom neugeborenen Kinde. Profilansicht. Vergr. 800. (Nach Waldeyer.) *a* innerer, *b* äußerer Pfeiler eines Corti'schen Bogens. *c* Kopfplatte des inneren, *d* Kopfplatte des äußeren Pfeilers. e_1—e_4 phalangenförmige Verängerungen der letzteren, *f* Haarbüschel einer inneren Haarzelle, letztere nicht erhalten. g_1—g_5 äußere Haarzellen. f_1—f_5 Haarbüschel derselben. *h* äußeres Epithel der Grundmembran.

einer Reihe Haarzellen (*l*, *n*, *p* und *k*, *m*, *o* Fig. 101, *d*—e_4 und f_1—f_5 Fig. 102). Die äußeren Haarzellen sind übrigens nur in der Schnecke der Säugethiere zu finden: man zählt deren drei bei allen Säugethieren; beim Menschen sowie beim Affen existirt meistens noch eine vierte Reihe, indem einzelne Elemente der dritten nach außen geschoben werden.

Alle hier genannten Epithelialgebilde, eigentliche Epithelzellen, Corti-sche Bogen und Haarzellen, sind von Membranen überkleidet, welche wahrscheinlich als Ausscheidungsproducte der Epithelzellen zu betrachten sind. Zunächst werden diese von einer netzförmig durchbrochenen Lamelle (lamina reticularis) bedeckt, deren siebförmige Oeffnungen die Köpfe der Haarzellen in sich aufnehmen, so dass nur die Cilien über sie vorragen (*c* und *q* Fig. 101, *d*—e_4 Fig. 102). Darüber kommt dann eine zarte Membran, die sogenannte Deckmembran, welche alle andern

Theile überzieht. Die Hörnervenfasern treten zunächst in die Spindel der Schnecke ein, durchsetzen hier kleine Ganglien (*N* Fig. 99), um dann durch die in regelmäßiger Anordnung neben einander gelegenen Löcher der Crista spiralis zum CORTI'schen Organ zu treten. Zwischen diesen Löchern der Crista liegen die oben erwähnten Gehörzähnchen; in Fig. 99 ist eines derselben auf dem Durchschnitt (*Cr*), in Fig. 101 (*A*) sind sie auf der Fläche zu sehen. Unmittelbar nach ihrem Austritt aus der Crista spiralis durchsetzen die Nervenfasern ein Lager kleiner rundlicher Zellen, welche wahrscheinlich die Bedeutung von Ganglienzellen besitzen; ihre letzten Ausläufer treten dann mit den Haarzellen in Verbindung [1].

Unsere Vermuthungen über die physiologische Bedeutung der das CORTI'sche Organ zusammensetzenden Theile stützen sich auf die psychologische Thatsache, dass der Gehörssinn ein analysirender Sinn ist. Wir vermögen unter günstigen Bedingungen unmittelbar in der Empfindung eine Klangmasse, falls sie nicht allzu zusammengesetzt ist, in ihre einzelnen Bestandtheile zu zerlegen. Hieraus lässt sich schließen, dass jeder dieser Bestandtheile ein besonderes Endorgan in unserm Ohr in Erregung versetzt, so dass wir eine zusammengesetzte Erregung als eine gewisse Summe einfacher Erregungen empfinden. HELMHOLTZ hat diese hervorragende Eigenschaft unseres Gehörssinns aus der Mechanik des Mittönens abgeleitet [2]. Wenn wir bei aufgehobenem Dämpfer gegen den Resonanzboden eines Klaviers singen, so gerathen diejenigen Saiten in Mitschwingung, deren Töne in dem gesungenen Klang als Bestandtheile enthalten sind. Dächten wir uns also jede Saite empfindend, so würde das Klavier eine ähnliche Klanganalyse ausführen, wie sie in unserm Ohr stattfindet. Demnach nimmt man an, die den einzelnen Fasern des Hörnerven anhängenden Endgebilde seien in der Weise verschieden abgestimmt, dass jeder einfache Ton immer nur bestimmte Nervenfasern in Erregung versetze. Man hat früher in den CORTI'schen Bogen solche abgestimmte Endapparate vermuthet [3]. Nachdem nachgewiesen ist, dass die CORTI'schen Bogen nicht direct mit Nervenfasern zusammenhängen, und dass sie überdies in der Schnecke der Vögel und Amphibien ganz fehlen [4], lässt sich diese Ansicht nicht mehr aufrecht erhalten. Von den

---

1) Vgl. W. WALDEYER, Hörnerv und Schnecke in STRICKER's Gewebelehre, S. 915 und die ebend. S. 961 angeführte Literatur. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbelthiere. II. Stockholm 1834. BÖTTCHER, Archiv f. Ohrenheilkunde. XXIV, S. 1, 95 ff.

2) HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl. S. 219 ff.

3) HELMHOLTZ in den zwei ersten Ausgaben seiner Lehre von den Tonempfindungen. In der dritten (S. 229) hat er sich der HENSEN'schen Hypothese angeschlossen, dass die Grundmembran je nach der verschiedenen Breite ihrer Abschnitte auf verschiedene Töne abgestimmt sei. Siehe unten.

4) HASSE, Zeitschr f. wissensch. Zoologie XVII, S. 56, 461, XVIII, S. 72, 359.

Haarzellen, den wirklichen Endgebilden der Nervenfasern, kann man aber wegen ihrer außerordentlich geringen Masse nicht annehmen, dass sie nur durch bestimmte Töne erregbar seien. Vielmehr werden die Cilien, sobald das Labyrinthwasser durch Schallschwingungen in Bewegung geräth, dieser Bewegung folgen: es werden daher, wenn ein einfacher Ton in das Ohr dringt, alle Cilien mitschwingen, und eine zusammengesetzte Klangmasse wird sie ebenfalls in Schwingungen versetzen. Eine Analyse der Klänge kann demnach nicht durch die Nervenendigungen selbst, sondern nur durch die in ihrer Umgebung befindlichen Theile zu Stande kommen. Hier liegt es nun am nächsten an die Grundmembran zu denken, die, worauf HENSEN [1]) zuerst aufmerksam machte, an ihren verschiedenen Stellen eine hinreichend verschiedene Breite besitzt, um eine Abstimmung für alle dem menschlichen Ohr zugänglichen Tonhöhen annehmen zu lassen. Es nimmt nämlich von der Basis gegen die Spitze der Schnecke die Grundmembran in ihrem Querdurchmesser stetig zu, so dass sie am oberen Ende etwa 12 mal so breit ist als am unteren Anfang des Schneckencanals. Die einzelnen Theile derselben müssen sich demnach, da die Spannung der Membran in ihrer Länge verschwindend klein gegen die quere Spannung zu sein scheint, wie Saiten von verschiedener Länge verhalten, indem die breiteren Theile auf tiefere, die schmäleren auf höhere Töne abgestimmt sind. Zweifelhafter ist die Rolle der CORTI-schen Bogen. Vielleicht sind sie zur Dämpfung der Schwingungen bestimmt, wozu sie bei ihrer bedeutenden Festigkeit wohl geeignet scheinen [2]). Den Mechanismus der Acusticusreizung haben wir uns demnach wahrscheinlich folgendermaßen zu denken. Zunächst werden durch die dem Labyrinthwasser mitgetheilten Schallbewegungen die Cilien der Haarzellen in Schwingungen versetzt, die im allgemeinen zusammengesetzter Natur sind. Der auf einen gewissen Ton abgestimmte Theil der Grundmembran geräth aber von seinen Hörhaaren aus nur dann in merkliche Mitschwingungen, wenn der Eigenton des Membranabschnitts ein Bestandtheil des gehörten Klanges ist. Durch die stark schwingenden Theile der Grundmembran können dann entweder unmittelbar oder mittelst der an ihnen befestigten Stiele der CORTI'schen Bogen die darunterliegenden Acusticusfasern so gereizt werden, dass sie in der Zeiteinheit eine der Schwingungszahl

---

1) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XIII, S. 481.

2) WALDEYER, a. a. O. S. 952. Eine andere Vermuthung hat HELMHOLTZ aufgestellt. Er glaubt, dass die CORTI'schen Bogen, als relativ feste Gebilde, bestimmt seien, die Schwingungen der Grundmembran auf eng abgegrenzte Bezirke des Nervenwulstes zu übertragen. (Tonempfindungen, 3. Aufl., S. 229.) Weitere Muthmaßungen über die Beziehungen der Endgebilde zu den Nervenfasern vgl. bei BÖTTCHER, Arch. f. Ohrenheilk. XXV, 1887, S. 1 ff.

des betreffenden Tones entsprechende Zahl von Stößen empfangen. Physiologische Thatsachen, die wir später (in Cap. IX, 3) kennen lernen werden, machen es jedoch in hohem Grade wahrscheinlich, dass Schwingungen sowohl wie überhaupt intermittirende mechanische Erregungen, die den Hörnerven selbst, ohne Dazwischenkunft jenes im Corti'schen Organ gelegenen Resonanzapparates treffen, ebenfalls Schallempfindungen auslösen können. Vielleicht ist die Spindel der Schnecke, in der sich der Hörnerv in feine, von zahlreichen bipolaren Ganglienzellen unterbrochene Fibrillen auflöst, der Ort dieser Erregung, die wohl vorzugsweise durch die Kopfknochen zugeleitet wird, möglicher Weise aber auch durch die von den Schwingungen der Hörhaare ausgehenden Erregungen verstärkt werden kann. Hiernach würde jede Schallreizung im allgemeinen einen zweifachen Effect haben: einen diffusen, der von den Gesammtschwingungen der Hörhaare und von der directen Reizung der Acusticusfibrillen ausgeht, und einen electiven, der in den Partialschwingungen des Resonanzapparates seine Quelle hat. Da beide nur specielle Formen intermittirender mechanischer Reizung sind, so werden sie sich ohne weiteres zu Totalempfindungen verbinden, in denen je nach den besonderen Bedingungen bald die elective bald die diffuse Form der Erregung überwiegt.

Die bisher betrachteten Organe der Specialsinne bieten bei aller Structurverschiedenheit insofern eine gewisse Analogie dar, als die nächsten Endgebilde der Nerven mehr oder minder veränderte Epithelialzellen mit stäbchen- oder haarförmigen Anhängen sind, welche als Angriffspunkte äußerer Bewegungen besonders geeignet erscheinen. Wesentlich anders verhält sich die Nervenendigung im Auge. Zwar als metamorphosirte Epithelialzellen sind auch hier die Endorgane der Nervenfasern, die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, anzusehen; aber sowohl die Formbeschaffenheit dieser Zellen wie die Art ihres Zusammenhangs mit den Opticusfasern verhält sich durchaus eigenthümlich. Die letzteren, die schon im Opticusstamm der Schwann'schen Primitivscheide entbehren, breiten sich von der Eintrittstelle des Sehnerven an strahlenförmig über die ganze Innenfläche der Netzhaut aus (2 Fig. 103). Aller Orten biegen dann Opticusfasern nach außen sich um und treten in große Ganglienzellen ein, welche von innen nach außen gezählt die zweite Hauptschicht der Netzhaut, die Ganglienzellenschichte, ausmachen (3). Jede dieser Ganglienzellen entsendet nach außen mehrere sich theilende Fortsätze, die in eine dritte ziemlich breite Schichte, welche großentheils aus sehr feinen Körnern besteht, die innere granulirte Schichte, hineinragen (4). Auf sie folgt eine Schichte kleinerer Nervenzellen, die sogenannte innere Körnerschichte (5), dann nochmals ein schmaler Saum aus feinkörniger Masse, die äußere granulirte

Schichte (*6*). Nach außen von ihr schließt sich eine letzte Schichte nervöser Zellen, die sogenannte äußere Körnerschichte an (*7*), die, zumeist aus sternförmigen größeren und kleineren Zellen bestehend, bis dicht an die Schichte des Nervenepithels, die Stäbchen und Zapfen (*9*), heranreicht. Es werden nämlich nun in verschiedener Höhe feinere oder breitere Fasern durch Zellen oder Körner unterbrochen (äußere Körnerschichte *7*), um auf der andern Seite in die den äußeren Umfang der Retina einnehmenden Terminalgebilde, die Stäbchen und Zapfen, überzugehen (*9*). Nicht bloß die Zellen der speciell so genannten Nervenzellenschichte, sondern auch die der äußeren und inneren Körnerschichte besitzen den Charakter von Ganglienzellen; nur sind die letzteren kleiner, die inneren Körnerzellen sind überdies bipolar gestaltet. Zahlreiche Opticusfasern gehen nun unmittelbar in die Axenfasern der großen, die innerste Schichte der Retina bildenden Nervenzellen (*cp*, G_3 Fig. 104) sowie, die zwischenliegenden Schichten durchsetzend, in Axenfasern von Zellen der äußeren Körnerschichte (G_1) über. Andere Opticusfasern scheinen sich dagegen in der inneren granulirten Schichte in feine Fibrillen zu spalten, ohne direct mit Zellen in Verbindung zu treten (*cf*). Ebenso befinden sich die bipolaren Zellen der inneren Körnerschichte (G_2 Fig. 104) anscheinend außer directem Zusammenhang mit Nervenfasern: ihr äußerer Fortsatz erstreckt sich weit in die Schichte der Nervenzellen, um dort frei zu endigen, ihr innerer löst sich ebenfalls in dem

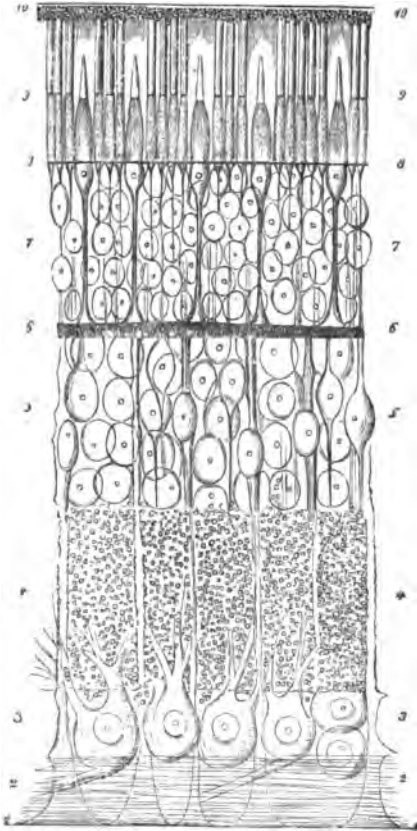


Fig. 103. Uebersicht der Schichten in der Netzhaut des Menschen. Vergr. 400. (Nach M. Schultze.) *1* structurlose innere Grenzmembran (Membrana limitans interna). *2* Opticusfaserschichte. *3* Ganglienzellenschichte (auch Ganglion opticum genannt). *4* innere granulirte oder reticuläre Schichte. *5* innere Körnerschichte. *6* äußere granulirte oder reticuläre Schichte (auch Zwischenkörnerschichte genannt). *7* äußere Körnerschichte. *8* äußere Grenzmembran, welche von den Stäbchen und Zapfen siebförmig durchbrochen ist (Membrana limitans externa). *9* Stäbchen- und Zapfenschichte. *10* Pigmentschichte.

Fibrillennetz der inneren Körnerschicht auf. Demnach scheinen sie nicht dem Zusammenhang der durch Axenfasern der äußeren und inneren Ganglienzellen den Sehnerven zugeführten centripetalen Leitung anzugehören. Vielmehr scheinen sie nach ihrer Verbindungsweise das Endglied eines centrifugal gerichteten Leitungssystems zu bilden, welches den im Mittelhirn gelegenen Opticuskern mit der Retina verbindet, und welchem die nicht in Axenfasern übergehenden Opticusfasern (*cf*) angehören[1]. Wahrscheinlich stehen dann innerhalb der Netzhaut das centripetale und centrifugale Leitungssystem mit einander mittelst der feinen Fibrillenausläufer der Zellen entweder direct oder durch die Punktsubstanz der granulirten Schichten in Verbindung. Den Zusammenhang des Sehnerven mit seinen Endgebilden können wir demnach theils nach den Ergebnissen der mikroskopischen Zergliederung der Retina theils nach der Analogie der sonst über die morphologischen Substrate der Nervenleitungen bekannten Thatsachen wahrscheinlich folgendermaßen uns vorstellen (Fig. 104): die Mehrzahl der Opticusfasern (*cp*) tritt zunächst theils in die großen Ganglienzellen (G_3) theils auf einem weiteren Wege in die weiter nach außen gelegenen sternförmigen Ganglienzellen (G_1) ein; aus diesen kommen dann dendritenartige Fibrillen hervor, die die granulirten und Körnerschichten durchsetzen und durch letztere in noch näher zu erforschender Weise mit den Stäbchen und Zapfen in Verbindung treten. Anderseits beginnt in den inmitten des Nervenepithels endigenden äußeren Fortsätzen der bipolaren Ganglienzellen (G_2) muthmaßlich eine centripetale Bahn, welche in dem Fibrillennetz, in das die inneren Fortsätze jener Zellen sich auflösen, in die dort entspringenden Opticusfasern (*cf*) überleitet[2].

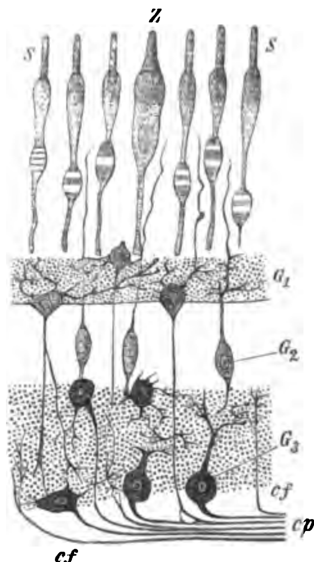


Fig. 104. Schema der Nervenendigungen in der Netzhaut. *S* Stäbchen. Z Zapfen. G_1 Ganglienzellen der äußeren Körnerschichte. G_2 Bipolare Ganglienzellen der inneren Körnerschichte. G_3 Ganglienzellen der Nervenzellenschichte. *cp* centripetal leitende, *cf* centrifugal leitende Opticusfasern.

Physiologische Thatsachen zeigen, dass nur die Stäbchen und Zapfen,

---

1) Vgl. das in Fig. 56 S. 130 dargestellte Schema der optischen Leitungsbahnen.

2) M. Schultze, Arch. f. mikr. Anat. II, S. 165, 175, III, S. 215, 404, V, S. 1, 329, VII, S. 244. Dogiel, ebend. XXXVIII, S. 317 ff. Ramón y Cajal, Anatom. Anz. 1889, Nr. 4.

nicht aber die Opticusfasern oder Ganglienzellen der Retina durch Licht reizbar sind. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, wo jene fehlen, ist nämlich unerregbar für Lichtreize. Sie bildet den blinden oder Mariotte-schen Fleck[1]. Ferner können wir bei geeigneter, namentlich schräger Beleuchtung des Auges den Schatten unserer eigenen Netzhautgefäße als nach außen versetzte Gefäßfigur wahrnehmen. Dies beweist, dass die durch Licht reizbaren Theile in den tieferen Schichten der Retina liegen[2]. Es erhebt sich nun aber die Frage, in welcher Weise die einzelnen Theile des Nervenepithels an der Umwandlung der Lichtreizung in die Nervenerregung betheiligt seien. Ueber diesen Punkt geben uns nur die Structurverhältnisse der Stäbchen und Zapfen einigen Aufschluss. Beide Elemente sind analog zusammengesetzt: sie bestehen aus einem Innen- und einem Außengliede, die durch eine Querlinie von einander getrennt sind. Innen- uud Außenglied der Stäbchen sind beide cylindrisch geformt. Das breite Innenglied der Zapfen hat eine spindelförmige, das weit kürzere und schmälere Außenglied eine kegelförmige Gestalt. Die das Licht stärker brechenden Außenglieder beider Elemente zeigen zuweilen schon im frischen, immer aber im macerirten Zustande eine deutliche Querstreifung, so dass jedes aus einer Reihe sehr dünner Plättchen zusammengesetzt scheint. Ob aber diese Plättchenstructur schon den Elementen der lebenden Netzhaut zukommt, ist zweifelhaft, da man zuweilen auch eine entgegengesetzte Zerlegung in der Form einer feinen Längsstreifung angedeutet findet. Ferner zeigen die Außenglieder der Stäbchen, so lange sie der Lichteinwirkung entzogen bleiben, in der lebenden Netzhaut eine purpurrothe Färbung, welche von einem in ihnen aufgelösten Farbstoff, dem Sehpurpur, herrührt. Er erhält sich selbst in der todten Netzhaut, wenn sie dem Lichte entzogen bleibt, wird aber unter der Einwirkung des Lichtes rasch zuerst gelb und dann weiß[3]. Beim Frosch entdeckte Boll in einzelnen Stäbchen einen grünen Farbstoff, der langsamer im Lichte bleichte. Den Krystallstäbchen der Wirbellosen sowie den Außengliedern der Zapfen fehlen solche Farbstoffe. Doch kommen bei den Vögeln in den Innengliedern der Zapfen rothe, gelbe und grüngelbe Pigmente vor, die sich übrigens von dem Sehpurpur wesentlich dadurch unterscheiden, dass sie nicht im Lichte vergänglich sind. Auch die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen zeigen in ihrer Form wesent-

---

1) Die Erscheinungen desselben vgl. bei den Gesichtsvorstellungen (Cap. XIII).

2) H. Müller, Ueber die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefäße, Verhandlungen der Würzburger phys.-med. Ges. V. 1854, S. 411. Wieder abgedruckt in H. Müller's Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Leipzig 1872, S. 27 ff.

3) Boll, Monatsber. der Berliner Akademie, 12. Nov. 1876, 11. Jan. und 15. Febr. 1877. Archiv f. Physiol. 1877, S. 4 ff., 1881, S. 1 ff. Kühne, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, I, S. 1, 105, 225.

liche Abweichungen (Fig. 104). Das Innenglied der Stäbchen verjüngt sich an seinem inneren Ende zu einem Faden, der in eine Ganglienzelle der äußeren Körnerschichte, das sogenannte Stäbchenkorn, übergeht; an seinem äußeren Ende enthält es einen planconvexen stark lichtbrechenden Körper, der seine ebene Basis dem Außenglied zukehrt, das Stäbchenellipsoid. Das Innenglied der Zapfen steht mit einer oder mehreren Zellen der vielstrahligen Ganglienzellen der Körnerschichte in Verbindung; an seinem äußeren Ende zeigt es häufig eine feine Längsstreifung. Auch in ihm bemerkt man, dem Außenglied zugekehrt, einen ellipsoidischen Körper, der hier von größerem Umfang ist als in den Stäbchen: bei den Vögeln und Reptilien liegt entweder in ihm oder (bei manchen Reptilien) außerhalb und durch einen Zwischenraum getrennt ein linsenförmiger Körper; er ist es, der hier die lichtbeständigen Farbstoffe führt[1]).

Unsere Lichtempfindung ist, so lange sie nicht räumlich gesondert wird, stets eine qualitativ ungeschiedene. Wir sind zwar im Stande zu entscheiden, ob verschiedene Lichteindrücke sich mehr oder weniger ähnlich, nicht aber ob sie einfach oder zusammengesetzt seien. Einer Analyse des Reizes, wie sie das Gehörorgan ausführt, ist also das Auge nicht fähig. Darum ist es auch nicht zulässig, im Auge, ähnlich wie im Ohr, räumlich getrennte Vorrichtungen für die Perception der verschiedenen einfachen Empfindungsqualitäten vorauszusetzen, sondern wir werden annehmen müssen, dass in jedem Netzhautelement verschiedenartige physiologische Reizungsvorgänge stattfinden können, den verschiedenen Qualitäten der Lichtempfindung entsprechend. Allerdings ist aber aus Erscheinungen, die wir später (in Cap. IX) kennen lernen werden, zu schließen, dass nicht jede Aenderung des äußern Reizes eine entsprechende Veränderung der innern Reizungsvorgänge herbeiführt, indem objectiv verschiedenartige Lichteindrücke qualitativ gleiche Empfindungen verursachen können. Aus dieser Thatsache folgt, dass sich das Licht in den Retinaelementen in eine Form der Bewegung umsetzt, welche zwar innerhalb gewisser näher zu bestimmender Grenzen mit der Geschwindigkeit der Lichtschwingungen wechselt, aber nicht, wie die Schallerregung, in einer constanten Beziehung zu dem objectiven Reizungsvorgange steht. Bei der bekannten Thatsache, dass gewisse chemische Verbindungen leicht durch das Licht zersetzt werden, liegt es nahe, hier an eine photochemische Wirkung zu denken. In der That sprechen für diese Vermuthung, abgesehen von dem angeführten Mangel eines jeden bestimmten Verhältnisses zwischen Oscillationsgeschwindigkeit und Qualität der Lichtempfindung,

---

1) Vgl. M. Schultze, a. a. O. Schwalbe in Graefe und Sämisch, Handbuch der Augenheilkunde I, 1. S. 354 ff. Merkel, Archiv f. Ophthalmologie, XXII, S. 1.

noch einige andere Eigenschaften der letzteren: so vor allem die ebenfalls das Auge vom Ohr unterscheidende lange Nachdauer der Reizung, welche sich zwar sehr gut mit der Annahme eines chemischen Processes, kaum aber mit der eines vergänglichen Schwingungsvorganges verträgt; ferner die Thatsache, dass bei dieser Nachdauer der Reizung, im sogenannten Nachbilde, die Qualität und Intensität der Lichtempfindung sich allmählich verändert, indem jede Farbe in ihre Complementärfarbe und Weiß in Schwarz oder Schwarz in Weiß übergeht[1]). Eine Reihe von Erscheinungen, welche an der Netzhaut der Wirbelthiere in Folge der Lichtreizung beobachtet worden sind, verleihen der auf diese Weise schon durch die subjectiven Verhältnisse des Sehens nahe gelegten photochemischen Hypothese größere Wahrscheinlichkeit. Diese Erscheinungen beziehen sich sämmtlich auf die in der Netzhaut vorkommenden Farbstoffe, und sie bringen so das entwicklungsgeschichtliche Resultat, wonach die erste Spur der Sehorgane in Pigmentablagerungen besteht und das Pigment den constantesten Bestandtheil lichtpercipirender Elemente darstellt, zu seinem Rechte. Gleichwohl sind wir von einer genaueren Kenntniss der die Lichtreizung begleitenden Vorgänge in der Netzhaut noch so weit entfernt, dass die Theorie der Lichtempfindungen bis jetzt hauptsächlich auf die subjectiven Verhältnisse der Empfindung sich stützen muss[2]).

Dreierlei Pigmente finden sich in den Sehwerkzeugen der verschiedenen Thiere: 1) in den Innengliedern mancher Zapfen rothe, gelbgrüne und gelbe lichtbeständige Farbstoffe, 2) in den Außengliedern der Stäbchen bei allen Wirbelthieren ein meistens purpurrother, im Licht vergänglicher Farbstoff, der Sehpurpur, in seltenen Ausnahmen statt desselben ein grüner ebenfalls vergänglicher Farbstoff; endlich 3) ein bei den Wirbellosen die Krystallstäbchen umgebender oder frei abgelagerter, bei den Wirbelthieren die Netzhaut außen überziehender Farbstoff, welcher bei den ersteren roth, violett oder braun, bei den letzteren stets braun gefärbt und ebenfalls im Lichte dauernd ist. Das erste dieser Pigmente hat die beschränkteste, das dritte die ausgedehnteste Verbreitung. Unter allen Pigmenten scheinen diejenigen der Innenglieder

1) S. unten Cap. IX. Auf die oben angeführten subjectiven Erscheinungen gestützt wurde schon in der ersten Auflage dieses Werkes (1873), bei deren Erscheinen die unten zu erwähnenden objectiven Thatsachen noch nicht bekannt waren, der Vorgang der Lichtreizung als ein photochemischer bezeichnet. Auch wurde dort bereits die allgemeine Anschauung vertreten, dass die specifische Form der Empfindung überall durch den Vorgang im peripherischen Sinnesorgan wesentlich mitbedingt, und dass daher in physiologischem Sinne die Empfindung nicht bloß, wie es gewöhnlich geschieht, als ein centraler Act zu betrachten sei. (Vgl. oben S. 229.) Ohne, wie es scheint, meine Auseinandersetzungen zu kennen, sind seitdem W. Müller und Boll gerade auf Grund der anatomischen Untersuchung des Sehorgans zu der nämlichen Auffassung geführt worden. (W. Müller, Die Stammesentwicklung des Sehorgans innerhalb des Typus der Wirbelthiere. Leipzig 1875, S. 52. Boll, Archiv f. Physiologie. 1877, S. 34.)

2) Ueber die hierauf gegründeten Folgerungen und Hypothesen vgl. Cap. IX.

in den Zapfen der Vögel und Reptilien am wenigsten veränderlich durch die Lichteinwirkung zu sein. Nur die allgemeine Eigenschaft der Lichtabsorption durch Farbstoffe lässt daher vermuthen, dass sie zu der Lichtreizung in Beziehung stehen, und zwar würde anzunehmen sein, dass jedes Pigment die Wirksamkeit der zu ihm selbst complementären farbigen Strahlen erhöht, weil es diese am meisten absorbirt, d. h. die Energie derselben verbraucht. Die stärksten Veränderungen durch die Lichteinwirkung erfährt der Sehpurpur, der gelöste Farbstoff der Stäbchenaußenglieder; zugleich ist die Geschwindigkeit dieser Veränderungen von der Wellenlänge des Lichtes abhängig, indem sie bei einfarbiger Beleuchtung im Grün am schnellsten, dann in abnehmender Stärke im Blau, Violett, Gelb, und im Roth am langsamsten erfolgen[1]. Gleichwohl ist eine directe Beziehung dieser Entfärbungsprocesse zu dem Vorgang der Lichtempfindung zweifelhaft, da in den Außengliedern der Zapfen, welche beim Menschen ausschließlich die für alle Lichtarten empfindliche Stelle des deutlichsten Sehens bilden, der Sehpurpur nicht vorkommt. Die Lichtzersetzung dieses Farbstoffs kann daher vorläufig nur als ein Symptom betrachtet werden, das im allgemeinen auf photochemische Processe in der Netzhaut hinweist, und auf diese Weise einen indirecten Beleg für die photochemische Hypothese abgibt. Das dritte Pigment endlich, dasjenige der eigentlichen Pigmentschichte, dem zugleich die meisten Augenpigmente der Wirbellosen äquivalent sind, erfährt zwar keine Veränderungen in seiner Farbe durch die Lichtbestrahlung, dagegen wird das Protoplasma der Pigmentzellen durch die Lichteinwirkung in eine langsame Bewegung versetzt, in Folge deren das in ihm enthaltene Fuscin in den Zwischenräumen der Außenglieder von Stäbchen und Zapfen bis an die Grenze der Innenglieder geführt wird, während es in der gedunkelten Netzhaut nur in den äußersten Theil jener Zwischenräume hineinreicht. Entsprechende Veränderungen zeigen die Pigmentzellen selbst: im Dunkeln sind sie namentlich in ihrer inneren Hälfte reichlich von Pigment erfüllt, bei der Belichtung werden sie blasser in Folge der in die Zwischenräume der Außenglieder stattfindenden Pigmententleerung[2]. Auch diese Erscheinungen sind vorläufig nur insofern zu verwerthen, als sie lebhafte Molecularveränderungen andeuten, die durch die Lichtbestrahlung im Auge erzeugt werden.

Trotz der großen Bedeutung, welche die Sehpigmente für die physiologische Transformation der Lichtschwingungen besitzen mögen, wäre es aber schwerlich gerechtfertigt in sie selbst den Vorgang der Lichtreizung zu verlegen. Die anatomischen Untersuchungen weisen uns durchaus darauf hin, dass die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen die eigentlichen Sinneszellen sind, während die Außenglieder, analog den Krystallstäbchen der Wirbellosen, eine Cuticularbildung darstellen, die im entwickelten Zustand mit den Innengliedern nur in einem Verhältnisse der Contiguität steht und selbst keine Nerven empfängt. In der That fand Th. W. Engelmann[3], dass sich die Innenglieder der Netzhautelemente unter der Einwirkung von Licht verkürzen und im Dunkeln wieder

1) Kühne, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg I, S. 185 ff. Die eleganteste Form für die Nachweisung der Lichtbleichung besteht in der von Kühne gelehrten Herstellung von »Optogrammen«, d. h. in der Erzeugung von Bleichungsbildern heller Objecte auf der im Dunkeln gewesenen rothen Netzhaut.

2) Angelucci, Archiv f. Physiol. 1878, S. 353 ff. Boll, Arch. f. Physiol. 1881, S. 28. Kühne, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, II, S. 112. Chemie der Netzhaut, Hermann's Physiol. III, 1. S. 332. van Genderen Stort, Archiv f. Ophth. XXXIII, 3, S. 229 ff.

3) Pflüger's Archiv XXXV, S. 498.

verlängern. Immerhin könnte man bezweifeln, ob diese Lichtveränderung mit dem Sehacte etwas zu thun habe, da ähnliche Wirkungen der Belichtung auch an anderen lebenden Zellen zu beobachten sind. Dagegen fällt ins Gewicht, dass ENGELMANN derartige Formveränderungen der Innenglieder auch am nichtbelichteten Auge beobachten konnte, wenn er das andere Auge dem Licht aussetzte, ein Versuch, der zugleich einen indirecten Beweis für die Existenz einer sensibeln Reflexbahn zwischen den beiden Netzhäuten zu erbringen scheint, wie eine solche die oben erwähnten morphologischen Befunde wahrscheinlich machen. Zu der Annahme einer derartigen Verbindung gelangte überdies ENGELMANN auch noch bei der Untersuchung der elektrischen Eigenschaften des Auges. Er fand hier, dass der Strom, der durch Ableitung vom Auge des Frosches am Galvanometer nachweisbar war, bedeutend in seiner Stärke schwankte, als das Auge der anderen Seite durch Licht gereizt wurde. Diese Schwankung verminderte sich zwar in ihrer Größe, erhielt sich aber, wenn alle anatomischen Verbindungen, die eine directe Wirkung vom einen auf das andere Auge möglich machten, gelöst waren. Ja, ähnliche Schwankungen wurden sogar bei der Reizung des vom Gehirn getrennten Sehnerven selbst im zugehörigen Auge beobachtet, was direct die zur Reflexbahn erforderliche centrifugale Leitungsfähigkeit des Opticus zu beweisen scheint[1]. Wir werden später sehen, dass die Lichtreizung eines Auges auch Empfindungsveränderungen im andern Auge hervorbringt, zu deren Erklärung die Annahme einer durch subcorticale Centren vermittelten Nervenverbindung zwischen den beiden Netzhäuten gefordert wird[2].

Unter der Voraussetzung, dass die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen die eigentlichen Sehzellen sind, lässt sich zugleich der stark lichtbrechenden Beschaffenheit der Außenglieder ein Verständniss abgewinnen. In den Augen der Wirbellosen entsprechen diesen Außengliedern die Krystallstäbchen, welche, die innerste Lage der Netzhaut bildend, hier sichtlich noch als dioptrische Medien, analog der Linse und dem Glaskörper, wirken. In den Augen der Wirbelthiere hat die Lagerung der Netzhautschichten sich umgekehrt: es liegt nahe zu vermuthen, dass die Krystallstäbchen oder Außenglieder dadurch zu katoptrischen Gebilden geworden sind. Nachdem durch die vollkommenere Entwicklung der vor der Netzhaut gelegenen brechenden Medien dioptrische Hülfsmittel in der Netzhaut selbst schon in den vollkommener gebildeten einfachen Augen der höheren Wirbellosen, wie der Cephalopoden, überflüssig geworden sind, können diese Gebilde durch ihre Umlagerung eine neue Bedeutung gewinnen, indem sie nun, als Reflexspiegel wirkend, die durch die Sehzellen hindurchgegangenen Strahlen zum Theil noch einmal in dieselben zurückwerfen und so in ihnen den Vorgang der Lichtreizung verstärken, während zu der Pigmentschichte immer noch hinreichend Licht gelangt, um in ihr die für die Sehfunction wesentlichen phototropischen Bewegungen auszulösen[3].

---

1) TH. W. ENGELMANN, Festschrift zu HELMHOLTZ' 70. Geburtstag. Hamburg u. Leipzig 1891, S. 195 ff.

2) Vgl. unten Cap. IX, 4.

3) Katoptrische Apparate haben schon HANNOVER und BRÜCKE (MÜLLER's Archiv 1840, S. 326, 1844, S. 444) in den Außengliedern vermuthet. Die Annahme, dass dieselben lichtpercipirende Apparate seien, wurde dagegen von M. SCHULTZE und W. ZENKER (Arch. f. mikr. Anat. III, S. 248), sowie von G. ST. HALL vertreten (Proc. Americ. Acad. XIII, p. 402). Die ersteren suchten die Farbenreizung aus den Interferenzerscheinungen

Vergleichen wir die Einrichtungen, die in den verschiedenen Sinnesorganen zur Auffassung der Reize getroffen sind, so bietet der allgemeinste Sinn, der Tastsinn, die einfachsten Verhältnisse dar. Die Druckreize können hier wahrscheinlich durch die Nervenfasern selbst aufgenommen werden; nur an einzelnen Stellen finden sich Vorrichtungen, durch welche die Zuleitung der Eindrücke zu den Nervenenden erleichtert wird; ob außerdem noch besondere Endapparate für die Wärme- und Kältereize existiren, bleibt ungewiss. Angesichts der Thatsache, dass an Oberflächen, an denen nur freie Endigungen nachgewiesen sind, Druck- wie Temperaturerregungen stattfinden können, scheint es aber geboten, auch die Unterschiede dieser Empfindungen nicht auf die Reizung verschiedener Endorgane, sondern auf verschiedene *Erregungsprocesse* in den Nerven zurückzuführen. Jedenfalls steht diese Annahme mit den bis jetzt bekannten Structurverhältnissen in besserem Einklang als die Annahme völlig imaginärer Endapparate für die verschiedenen Empfindungen. Dem Tastsinn scheint der Gehörssinn insofern am nächsten zu stehen, als bei ihm, ähnlich wie bei den Druckempfindungen, *mechanische* Erschütterungen der Nervenenden die Reizung bewirken, und diese scheinen sogar in dem zur analytischen Auffassung der Schalleindrücke vorzugsweise befähigten Theil des Gehörorgans, in der Schnecke, ebenfalls die Nervenenden selber zu treffen, da die letzteren hier unmittelbar der Grundmembran aufliegen, deren Schwingungen sich ihnen mittheilen müssen. Dazu kommen dann aber die den Nervenfasern aufsitzenden epithelförmigen Endzellen, welche durch die Leichtigkeit, mit der sich mechanische Erschütterungen auf sie übertragen, geeignet sind, Schallreize von geringer Intensität und von verschiedener Form auf die Nervenfasern fortzupflanzen. Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse bei den drei weiteren Specialsinnen. In der Geruchs- und Geschmacksschleimhaut sind die äußeren Bedingungen zwar insofern übereinstimmende, als auch hier cilien- oder borstenförmige Fortsätze der Endepithelien die Reizeinwirkung vermitteln. Aber dabei pflanzt nicht einfach die mechanische Bewegung als solche auf die Endgebilde sich fort, sondern es ist höchst wahrscheinlich eine chemische Einwirkung, die eine Bewegung jener Fortsätze und durch sie den Reizungsvorgang hervorruft. Hier weicht also die Art des letzteren wesentlich von seiner äußeren Ursache ab. Sehr verschiedene Reize können daher den nämlichen Erregungsvorgang auslösen, die Beziehung zwischen Qualität der Empfindung und Form des Reizes ist nur eine indirecte, insofern gewissen Classen chemischer Einwirkung übereinstimmende Formen

dünner Plättchen, Hall aus der verschiedenen Brennweite der Strahlen abzuleiten. Zur Kritik dieser Hypothesen vgl. die erste Auflage des vorliegenden Werkes S. 333 f.

der Erregung zu entsprechen pflegen. Aber die Empfindung folgt nicht, wie bei den Tönen und Klängen, stufenweise der Form des Reizes, sondern sie ist nur ein verhältnissmäßig rohes Reagens für gewisse bedeutendere Differenzen der chemischen Einwirkung.

Schon in dieser Beziehung schließt sich der Gesichtssinn den beiden letztgenannten Sinnen näher als dem Gehörs- und dem Tastsinne an. Er unterscheidet sich von ihnen nicht sowohl durch die Feinheit der objectiven Reizanalyse, — hierin übertrifft er sie kaum, da sehr verschiedene Formen der Lichtreizung für die Empfindung nicht unterscheidbar sind, — als durch die Genauigkeit in der Unterscheidung der subjectiven Reizerfolge, der Empfindungen, welche er in die stetige Mannigfaltigkeit der Farben ordnet, der im Gebiete jener niedrigeren chemischen Sinne kein ähnlich ausgebildetes Continuum entspricht. Vielmehr sind hier zu einem solchen nur Bruchstücke vorhanden, welche sich theils in gewissen Geruchs- und Geschmacksnuancen, theils in Mischempfindungen zu erkennen geben [1]). Bei den mechanischen Sinnen steht offenbar der Vorgang in den Endnervenfasern dem äußeren Reizungsvorgang viel näher, wir empfinden den letzteren mit ihnen gleichsam unmittelbarer als mit den chemischen Sinnen, bei denen die Form der Erregung in höherem Grade von der unbekannten Molecularconstitution der Endorgane abhängt. Insofern sind die mechanischen Sinne die einfacheren. Der allgemeinste unter ihnen, der Tastsinn, ist die Grundlage für die Entwicklung der vier Specialsinne gewesen. Bei dreien der letzteren hat sich diese Entwicklung wohl im Anschlusse an Wimperzellen vollzogen, die im niederen Thierreich als besondere Ausstattung einzelner Theile der Hautbedeckung auftreten. Denn die Hörhaare, die Fortsätze der Riech- und Geschmackszellen sind Cilien, die durch Lage und Beschaffenheit für bestimmte Reizformen vorzugsweise empfänglich sind. Andere Epithelzellen der Hautbedeckung sind durch Pigmentablagerung und Cuticularbildungen der photochemischen Wirkung des Lichtes zugänglich und so zu Aufnahmegebilden für Lichtreize geworden.

Als eine wenigstens den speciellen Sinnesorganen gemeinsame Einrichtung, die auf übereinstimmende Erfordernisse hindeutet, ist endlich das Auftreten von Ganglienzellen zu betrachten, welche, abgesehen davon, dass die Endzellen selbst zugleich einen gangliösen Charakter

---

1) Es mag übrigens Thiere geben, bei denen die beim Menschen nur als Anlage vorhandene Disposition zu einem Continuum der Geruchs- und der Geschmacksempfindungen zu einer wirklichen Ausbildung gelangt ist, ebenso wie anderseits wahrscheinlich Organismen existiren, denen das Continuum der Gehörs- und Lichtempfindungen, das der Mensch besitzt, fehlt, obgleich sie einzelne Schall- und Lichtarten unterscheiden können.

besitzen, den Sinnesnervenfasern in der Regel kurz vor ihrer Endigung interpolirt sind. Nach den Grundsätzen der allgemeinen physiologischen Mechanik des Nervensystems sind die Ganglienzellen überall Apparate zur Ansammlung von Arbeitsvorrath, die, je nach der Art ihrer Verbindung mit den Nervenfasern, entweder zugeleitete Erregungen hemmen oder solche verstärkt durch die in ihnen frei werdenden Kräfte auf weitere Fasern übertragen. Es kann nicht bezweifelt werden, dass in den in die centripetale Leitung der Sinnesnerven eingeschalteten Ganglienzellen eine Uebertragung der letzteren Art stattfindet, oder dass, um in der Sprache der früher entwickelten Molecularhypothese zu reden, die Sinnesnervenfasern auf ihrer peripherischen Seite mit der peripherischen, auf ihrer centralen mit der centralen Region der Zellen in Verbindung stehen. (S. 275 ff.) In der That bestätigt dies die anatomische Untersuchung, nach welcher im allgemeinen der Axenfaden der Zellen in eine Sinnesnervenfaser übergeht. Hiernach können diese Anhangszellen als Vorrichtungen betrachtet werden, welche theils den durch die besonderen Endgebilde zugeleiteten Reizungsvorgang verstärken, theils die für eine größere Zahl aufeinander folgender Reizungen erforderliche Kraftsumme den Nerven zur Verfügung stellen. Abgesehen von ihrer Function der Aufnahme und centripetalen Zuleitung äußerer Reize sind aber einzelne Sinnesapparate noch Endstationen einer centrifugalen Bahn, in die ebenfalls peripherische Ganglienzellen eingeschaltet sind[1]. Es ist zu vermuthen, dass diese centrifugale Leitung die Auslösung peripherischer Sinneserregungen von den Sinnescentren aus bewirkt, wie eine solche zweifellos bei Hallucinationen, in geringerem Grade aber wohl auch bei lebhafteren Phantasiebildern stattfindet. Jene zweite Gattung von Ganglienzellen, wie sie in der Netzhaut durch gewisse Zellen der Körnerschichte repräsentirt ist, dürfte daher der Uebertragung dieser centrifugalen Erregungsvorgänge auf die peripherischen Endorgane dienen, wobei sie dann ebenfalls, nur in umgekehrter, gegen die Nervenendigung ausstrahlender Richtung, eine verstärkende Wirkung auf den Erregungsvorgang ausüben kann.

Ueber der Frage nach den Beziehungen der in den Endgebilden der Sinnesorgane durch den Reiz verursachten Processe zu demjenigen Vorgange, der in den Sinnesnerven weiter geleitet zum Gehirn gelangt, schwebt noch manches Dunkel. Nach der Lehre von der specifischen Energie soll die Qualität der Empfindung eine der Substanz eines jeden Sinnesnerven durchaus eigenthümliche Function sein. Indem wir Licht. Schall, Wärme u. s. w. empfinden, komme uns nichts von dem äußern

1) In den peripherischen Sinnesapparat ist diese centrifugale Bahn bis jetzt erst beim Sehorgan verfolgt. Beim Geruchsorgan findet sie schon in den centralen Zwischenapparaten der Riechkolben ihr Ende (S. 137).

Eindruck, sondern nur die Reaction unserer Empfindungsnerven auf diesen zum Bewusstsein. Die specifische Energie aber soll sich in doppelter Weise äußern: einmal darin, dass jeder Sinnesnerv bestimmten Reizen allein zugänglich ist, der Sehnerv dem Licht, der Hörnerv dem Schall u. s. w., und sodann darin, dass jeder Nerv auf die allgemeinen Nervenreize, namentlich den mechanischen und elektrischen, nur in der ihm specifischen Form reagirt. Offenbar beruht aber diese specifische Reizbarkeit nicht sowohl auf einer Eigenthümlichkeit der Nerven als darauf, dass jedem derselben besondere Endgebilde beigegeben sind, welche die Uebertragung bestimmter Formen der Reizbewegung auf die Nervenenden vermitteln. So hat man denn auch in neuerer Zeit meist die Lehre in ihrer ursprünglichen Form aufgegeben und die specifische Sinnesleistung theils den Endgebilden in den Sinnesorganen, theils aber und namentlich den Endorganen im Gehirn zugeschrieben. Die Nervenfasern werden nach einem oft gebrauchten Bilde mit Telegraphendrähten verglichen, in denen immer dieselbe Art des elektrischen Stromes geleitet wird, der aber, je nachdem man die Enden des Drahtes mit verschiedenen Apparaten in Verbindung setzt, die verschiedensten Effecte hervorbringen, Glocken läuten, Minen entzünden, Magnete bewegen, Licht entwickeln kann u. s. w.[1]. Wird nun außerdem zugegeben, dass die peripherischen Endgebilde nach ihrer ganzen Einrichtung wahrscheinlich nur die Uebertragung der specifischen Reizformen auf die Nervenfasern, nicht selbst die Empfindung vermitteln, so bleiben allein die centralen Sinnesflächen übrig, auf deren mannigfache Energien dann alle Unterschiede der Empfindung zurückgeführt werden. Nun lehrt jedoch die Gehirnphysiologie, dass der Satz von der functionellen Indifferenz im selben Umfange, in welchem er in Bezug auf die Nervenfasern angenommen ist, auch auf die centralen Endigungen derselben ausgedehnt werden muss. Offenbar hatte man also bei dieser Verlegung in die Centraltheile nur den Kunstgriff gebraucht, den Sitz der specifischen Function in ein Gebiet zu verschieben, das noch hinreichend unbekannt war, um über dasselbe beliebige Behauptungen wagen zu können[2].

Zu den Schwierigkeiten, die der Lehre von der specifischen Energie in ihrer Anwendung auf die verschiedenen Sinne anhaften, kommen jedoch größere, wenn man sie den Erfahrungen über die qualitativen Empfindungsverschiedenheiten eines und desselben Sinnes anpassen will. Im Sehnerven sollen nach der von Helmholtz adoptirten und modificirten Hypothese Young's dreierlei Nervenfasern existiren, roth-, grün- und violett-empfindende. Nun wird der örtlich beschränkteste Lichteindruck niemals nur in einer

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl., S. 245.

2) Cap. V, S. 217. Vgl. hierzu Munk, Sitzungsber. der Berliner Akad., 7. Juni 1889, und meine Kritik seiner Anschauungen, Phil. Stud. VI, S. 1 ff.

bestimmten Farbe wahrgenommen: man ist also genöthigt auf der kleinsten Fläche der Retina schon eine Mischung dieser drei Fasergattungen oder ihrer Endgebilde vorauszusetzen, eine Annahme, welche mit dem Durchmesser der Stäbchen, deren jedes, wie es scheint, nur je eine Primitivfibrille aufnimmt, kaum in Einklang zu bringen ist. Noch größer werden die Schwierigkeiten im Gehörorgan. Hier muss man wegen der analysirenden Fähigkeit des Ohrs annehmen, dass jedem einfachen Ton von bestimmter Höhe eine bestimmte Nervenfaser entspreche, welche mit dem auf sie abgestimmten Theil der Grundmembran in Verbindung stehe. Doch unsere Tonempfindung ist eine stetige, sie springt nicht plötzlich, sondern geht allmählich von einer Tonhöhe zur andern über. Man müsste also unendlich viele Nervenfasern postuliren. Um dem zu entgehen, setzt Helmholtz voraus, durch einen Ton, der zwischen den der specifischen Empfindung je zweier Fasern entsprechenden Tönen in der Mitte liege, würden beide in Erregung versetzt, und zwar beide gleich stark, wenn der betreffende Ton genau die Mitte halte zwischen den zwei Grundempfindungen, verschieden stark, wenn er der einen oder andern näher stehe[1]). Dies steht aber im Widerspruch mit der Thatsache, dass ein einfacher Ton immer nur eine einfache Empfindung bewirkt. Bei den Tönen, welche in dem Intervall zwischen den Grundempfindungen zweier Nervenfasern gelegen sind, müsste nothwendig die Empfindung eine zusammengesetzte sein. Aehnliche Einwände erheben sich bei andern Sinnesgebieten.

Die Verhältnisse am Gehörorgan, die nach physiologischer und anatomischer Seite bis jetzt am klarsten dargelegt sind, geben, wie ich glaube, die einfachste Lösung dieser Schwierigkeiten, in welche die Lehre von den specifischen Energien verwickelt. Nehmen wir der jetzt herrschenden Vorstellung gemäß an, die Grundmembran sei in ihren verschiedenen Theilen auf die verschiedenen dem Ohr empfindbaren Töne abgestimmt, so lässt sich, wie oben schon angedeutet, die einfache Tonempfindung aus der unmittelbaren mechanischen Erregung der Nervenenden ableiten. Diese wird in analoger Weise wie bei der sogenannten mechanischen Tetanisirung der Muskelnerven vor sich gehen, bei welcher die Muskeln durch schnell und in gleichen Intervallen auf einander folgende mechanische Stöße zu dauernder Zusammenziehung gebracht werden. Wir können uns dann aber vorstellen, dass eine und dieselbe Nervenfaser, wenn sie successiv mit den verschiedenen Theilen der Grundmembran in Berührung käme, auch successiv verschiedene Tonempfindungen vermitteln würde, indem jeder momentanen Erregung ein einmaliger Reizungsvorgang, einer n-mal in der Zeiteinheit erfolgenden Erregung also ein n-maliger ent-

1) Helmholtz, a. a. O. S. 230.

spricht. Diese Annahme wäre nur dann unhaltbar, wenn sich ergeben sollte, dass die Reizung im Nerven ein zu kurzer Vorgang ist, um auch den schnellsten Schwingungen, welche unser Ohr noch als Ton aufzufassen vermag, folgen zu können. Nun haben wir in Cap. VI gefunden, dass jede momentane Reizung eine sehr lange Zeit im Nerven nachdauert. Aber die Dauer der ganzen Reizungsperiode schließt nicht aus, dass der Nerv periodischen Erregungen von viel kürzerer Dauer mit einem Auf- und Abwogen seiner eigenen Reizungswelle zu folgen vermag; hierfür ist nur erforderlich, dass die Maxima der einzelnen Reizungsperioden nicht völlig zusammenfließen. In der That wird durch Beobachtungen am Muskel der Satz, dass der Reizungsvorgang im Nerven bei periodischer Reizung die gleiche Periode wie der äußere Reizungsvorgang einhält, in gewissem Umfang bestätigt. Reizt man nämlich den Muskelnerven durch periodische elektrische Stromstöße, so befindet sich der in Contraction gerathene Muskel in Tonschwingungen, welche die gleiche Periode einhalten[1]. Bei diesem Versuch setzt aber die Trägheit der Muskelsubstanz dem Umfang der Schwingungsperioden eine ziemlich enge Grenze. Im Nerven kann der Erregungsvorgang jedenfalls in viel weiterem Umfange der periodischen Reizung folgen. Ein gewisses Maß der Vergleichung bietet hier die Untersuchung der Veränderungen des Muskel- und Nervenstroms. Die negative Schwankung, welche nach einer instantanen Reizung eintritt, dauert nach den Versuchen von J. Bernstein vom Moment der Reizung an gerechnet beim Nerven im Mittel 0,0005, beim Muskel 0,003 Secunden[2]. Sonach würde bei einer intermittirenden Reizung des Nerven von 2000 einzelnen Stößen in der Secunde jeder einzelne Reizungsvorgang vollständig ablaufen können, ehe ein neuer anfinge. Sollten sich dagegen nur die Maxima der einzelnen Reizungscurven von einander sondern, so würde, wie aus den von Bernstein gegebenen Ermittlungen zu schließen ist, nahezu eine 10 mal so schnell, also 20000 mal in der Secunde erfolgende Reizung eben noch einen intermittirenden Reizungsvorgang nach sich ziehen. In Anbetracht des Umstandes, dass diese Versuche am Kaltblüter angestellt sind, und dass sie an und für sich nur einen unteren Grenzwerth für die Trennung der Maxima ergeben können, scheint jene Zahl mit der Grenze der höchsten wahrnehmbaren Töne nahe genug zusammenzufallen, um die Annahme zu gestatten, dass die Schallreizung nur eine besondere Form der intermittirenden Nervenreizung ist, und dass speciell die Tonempfindung auf einem regelmäßig periodischen Verlauf der Reizungsvorgänge in den Acusticusfasern selber beruht. Die

1) Helmholtz, Monatsber. der Berliner Akademie. 23. Mai 1864.
2) Bernstein, Untersuchungen über den Erregungsvorgang, S. 24, 64.

Acusticusfasern sind aber offenbar nur deshalb die einzigen, die der Tonempfindung fähig sind, weil allein hier Einrichtungen angebracht sind, die sich zur Uebertragung der Schallschwingungen auf die Nervenfasern eignen, und durch welche daher auch in dem Sinnesnerven eine specielle Anpassung an die Formen intermittirender Reizung eingetreten sein mag. Dagegen ist die Annahme, dass diese Anpassung bis zu einer individuellen Zuordnung je einer einzigen Nervenfaser an einen einzigen Ton geführt habe, nicht nur überflüssig, sondern unzulässig, weil sie, wie oben gezeigt, entweder unendlich viele Nervenfasern oder, im Widerspruch mit der Erfahrung, die Zurückführung einfacher Tonempfindungen auf Mischempfindungen nothwendig machen würde.

Was die übrigen Sinnesnerven betrifft, so scheint hier die größte Wahrscheinlichkeit dafür obzuwalten, dass der Erregungsvorgang in ihnen kein periodischer und nicht einmal ein intermittirender sei. Hierfür spricht namentlich die bei ihnen vorhandene Nachdauer der Empfindung, die auf bleibende und allmählich sich ausgleichende Veränderungen durch die Reizung hindeutet. In der That lassen sich ja zweierlei Arten denken, wie sich mit dem Wechsel der äußern Reize der Process der Reizung im Nerven verändern kann. Entweder können die Molecularvorgänge in ihrer Beschaffenheit constant bleiben, während die periodische Aufeinanderfolge ihrer Zu- und Abnahme variirt: so bei der Schallreizung. Oder es können die Unterschiede des Verlaufs verschwinden, während in der Natur der Molecularvorgänge je nach der Art der Reizung Veränderungen eintreten; dies ist der Fall, den wir bei den chemischen Sinnen vermuthen. Beidemal wird sich der Molecularvorgang in der Nervenfaser nach der Erregungsform der peripherischen Endgebilde richten, so dass die schließlich in den centralen Zellen ausgelösten Processe eben nur deshalb verschieden sind und als verschiedene Empfindungen zum Bewusstsein kommen, weil sich die Molecularvorgänge, die von den Nerven aus in ihnen anlangen, entweder in ihrem periodischen Verlauf, wie bei den Schallempfindungen, oder in ihrer sonstigen Natur, wie bei den Erregungsweisen der chemischen Sinne, unterscheiden. Da nun der Wechsel in der Beschaffenheit der Molecularvorgänge nur durch die Art und Weise verursacht ist, wie die einzelnen Elemente unter einander und in den Sinnesorganen mit den äußern Reizen in Berührung gebracht sind, so wird hiermit die Annahme einer specifischen Function der Nervenelemente hinfällig, insofern man den Begriff der letzteren nicht auf die Fähigkeit der Einübung und Anpassung beschränken will, wobei aber auch diese nirgends als eine so weitgehende vorausgesetzt werden darf, dass eine einzelne Nervenfaser immer nur zur Erzeugung einer einzigen einfachen Empfindung befähigt sei. Vielmehr ist es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass z. B. eine Opticusfaser verschiedene Licht-

empfindungen, eine Olfactoriusfaser verschiedene Geruchsempfindungen je nach der Natur der in den peripherischen Endorganen stattfindenden Processe, mit denen sich wieder die Nervenerregung selber verändert, vermitteln können. Ebenso können die Acusticusfasern nicht nur vom electiven Apparat des Corti'schen Organs aus, sondern auch diffus, durch die Schwingungen der Hörhaare und die Erschütterungen der Nerven selbst, erregt werden.

Auf eine innerhalb gewisser Grenzen stattfindende Anpassung der Sinnesnerven an die ihnen zugeführten Sinneserregungen müssen ohne Zweifel diejenigen Erfahrungen zurückgeführt werden, die der Lehre von der specifischen Energie zur wesentlichsten Stütze gedient haben: die Erfahrung, dass die Sinnesnerven und namentlich die Sinnesorgane in vielen Fällen beliebige Reizungen in der ihnen eigenen Qualität der Empfindung beantworten, und die andere, dass nach Wegfall eines äußeren Sinnesorgans noch Phantasiebilder und Hallucinationen im Gebiete desselben vorkommen. Es ist jedoch zu betonen, dass beide Erfahrungen keineswegs in dem Umfange sich bestätigen, in welchem dies in der Regel behauptet wird. Die Endorgane und Nervenausbreitungen des Geruchs- und Geschmackssinns reagiren auf mechanische und elektrische Reizung (abgesehen von den Geschmackserregungen, welche die elektrolytischen Zersetzungsproducte erzeugen können) nicht mit Geruchs- und Geschmacksempfindungen; ebenso wenig gelingt es durch Reizung der äußeren Haut mit Sicherheit Wärme- und Kälteempfindungen auszulösen, und auch die elektrische Empfindung hat mit der eigentlichen Druckempfindung nur eine entfernte Aehnlichkeit[1]). Es bleiben also nur der Gesichts- und Gehörssinn. Aber selbst bei diesen ist es zweifelhaft, ob die Einwirkung irgend welcher, z. B. mechanischer und elektrischer Reize auf die Sinnesnerven selbst Licht- und Schallreactionen zur Folge hat. Die Erscheinungen bei elektrischer Durchströmung des Auges sowie die Lichtempfindungen bei heftiger Bewegung desselben rühren offenbar von Reizung der Netzhaut her. Aehnlich verhält es sich möglicher Weise mit den bei Durchschneidung des Sehnerven beobachteten Lichterscheinungen. Nicht minder zweifelhaft ist endlich die elektrische Reizbarkeit des Acusticus, bei der es sich, wo sie beobachtet wurde, wahrscheinlich wiederum nur um eine Erregung des peripherischen Sinnesorgans, nicht des Nerven handelte[2]).

So sind es selbst bei diesen Sinnesorganen wahrscheinlich nur die äußeren Sinnesapparate, und zwar (da beim Gehörorgane wahrscheinlich alle Reize nur mechanisch wirken) namentlich die nervösen Netzhautapparate des Auges, in denen eine umfangreichere Umwandlung verschiedenartiger Reizformen in eine und dieselbe Erregungsform stattfinden kann. Ist auf diese Weise dem Satze, dass die Sinnesnerven sowie ihre centralen und peripherischen Endorgane auch andere als die ihnen adäquaten Sinnesreize mit ihrer specifischen Empfin-

---

1) Vgl. unten Cap. IX, 1 und 2.

2) Hierfür spricht theils die Stärke der Ströme, die man verwenden muss, theils die große Seltenheit der elektrischen Reaction des Acusticus. Gradenigo (Archiv f. Ohrenheilk. XXVIII, 1889, S. 191) schätzt die Procentzahl normaler Individuen, bei denen sie vorkommt, auf 4—6! Bei entzündlichen Zuständen des inneren Ohres wird sie häufiger beobachtet.

dung beantworten, nur eine sehr eingeschränkte und für die einzelnen hier in Betracht kommenden nervösen Elemente wieder keineswegs gleichförmige Gültigkeit zuzugestehen, so können nun aber die thatsächlich hierher gehörigen Erscheinungen ohne Schwierigkeit aus jener Anpassung der nervösen Erregungsvorgänge an die Form der Erregung erklärt werden, auf die auch andere bereits erörterte Erscheinungen hinweisen. Sehen wir doch, dass neue Leitungswege innerhalb der Nervencentren sich ausbilden können, indem die Fähigkeit bestimmter Theile der Nervensubstanz eine ihnen zugeleitete Erregung fortzupflanzen durch die Uebung zunimmt. Im wesentlichen dieselbe Anpassung mussten wir statuiren, um zu erklären, dass centrale Elemente für andere, deren Leistung aufgehoben ist, in functioneller Aushülfe eintreten[1]). Die nämliche Wirkung nun, die wir bei der Herstellung neuer Hauptbahnen und bei der Uebernahme neuer Functionen beobachten, brauchen wir nur auf die besonderen Formen der Reizung auszudehnen, um jene Erfahrungen, welche die specifische Energie angeblich direct bezeugen sollen, begreiflich zu finden. Bei aller Uebereinstimmung in gewissen allgemeinen, von ihrer ähnlichen chemischen Zusammensetzung herrührenden Eigenschaften wechseln doch die besonderen Molecularvorgänge in den Sinnesnerven und in den centralen Zellen nach der Natur der ihnen zugeführten Reize. Wo aber einmal in einer gewissen Nervenfaser Vorgänge bestimmter Art sich ausbilden, da werden auch die complexen Molecüle der Nervensubstanz eine Beschaffenheit annehmen, welche sie zu dieser bestimmten Form der Molecularbewegung vorzugsweise befähigt, so dass eine eintretende Erschütterung des Moleculargleichgewichts die entsprechende Form der Bewegung hervorruft. Wie also, nach den Erscheinungen der stellvertretenden Function und gewissen Thatsachen der allgemeinen physiologischen Mechanik[2]) zu schließen, oft wiederholte Reizanstöße eine immer größere Beweglichkeit der Molecüle im allgemeinen begründen, so werden oft wiederholte Reizvorgänge von bestimmter Form eine Disposition zurücklassen, wonach überhaupt jede Reizung diese Form einhält. Dieser specielle Satz ergibt sich aus dem allgemeinen von selbst, wenn wir jene Dispositionen, wie wir wohl nicht anders können, auf eine Veränderung des Gleichgewichtszustandes der complexen Molecüle zurückführen. Denn eine solche Veränderung wird immer darin bestehen müssen, dass das Moleculargleichgewicht nach einer bestimmten Richtung ein labiles geworden ist, und zwar eben nach jener Richtung, in der regelmäßig die mit der Reizung verbundene Gleichgewichtsstörung, welche die Disposition begründet, bestanden hat.

Schließlich treten für die Anwendung des Princips der Indifferenz der Function auf die ursprünglichen Eigenschaften der Sinnesnerven und Sinnescentren noch zwei entscheidende Gründe ein. Indem die Lehre von der specifischen Energie jedem Sinnesnerven oder jedem centralen Element eine eigenthümliche Form der Empfindung zuschreibt, kann sie die empirisch feststehende Thatsache nicht erklären, dass eine gewisse Zeit hindurch die Function der einzelnen Sinnesorgane durch die ihnen adäquaten Reize unterhalten sein muss, wenn die eigenthümliche Form der Empfindung auch nach dem Verlust des Sinnesorgans fortbestehen soll. Blind- und Taubgeborenen mangelt absolut die Licht- und Klangempfindung, obgleich die Sinnesnerven und ihre centralen Endigungen

1) Vgl. S. 218, 235.
2) Vgl. Cap. VI, S. 258, 274.

vollkommen ausgebildet sein können, da Atrophie der Nervenelemente in Folge von Functionsmangel erst im postfötalen Leben sich einstellt [1]), und es an einer Erregung der centralen Elemente durch die gewöhnlichen Formen automatischer centraler Reizung nicht fehlt. In der That erhalten sich bei vollständig Erblindeten und Tauben viele Jahre hindurch die Licht- und Klangempfindungen in der Form von Träumen, Hallucinationen und Erinnerungsbildern [2]). Aber Bedingung hierzu ist immer, dass eine gewisse Zeit hindurch das peripherische Sinnesorgan functionirt habe. Nach unserer Auffassung erklärt sich diese Erfahrung unmittelbar aus der Anpassungsfähigkeit der Nervensubstanz, während die Lehre von der specifischen Energie dafür schlechterdings keine Erklärung weiß. Uebrigens scheinen die Unterschiede, welche die einzelnen Sinnesgebiete in ihrem psychologischen Verhalten darbieten, darauf hinzuweisen, dass die Fähigkeit einer solchen allmählichen Adaptation überall zugleich von den besonderen Eigenschaften des Sinnesorgans abhängt. In dieser Beziehung scheint die Regel zu gelten, dass diejenigen Sinne, deren peripherische Organe morphologisch wie genetisch am meisten den Charakter vorgeschobener Provinzen des Centralorganes selbst an sich tragen, Auge und Ohr, zugleich die einzigen sind, bei denen Erinnerungsbilder mit deutlichem Empfindungsinhalte vorkommen. Klang- und Lichtqualitäten kann sich Jeder, außer den in frühester Lebenszeit taub und blind gewordenen, vorstellen; nur die Farbenerinnerung zeigt, den bedeutenden Unterschieden des Farbensinnes entsprechend, größere individuelle Schwankungen [3]). Erinnerungsbilder von Geschmacks-, Geruchs-, Druck- und Temperaturempfindungen scheinen aber bei vielen Menschen überhaupt nicht vorzukommen, und wo sie vorkommen, da scheinen sie stets außerordentlich schwach und undeutlich zu sein. Wo man sie zu haben glaubt, da handelt es sich meist entweder um thatsächlich vorhandene peripherische Reize, die sich z. B. bei den Tast- und Gemeinempfindungen kaum ausschließen lassen, oder um Empfindungen, die von willkürlichen Mitbewegungen herstammen. So kann ich mir z. B. eine Rose als Gesichtsbild deutlich vorstellen; sie zu riechen vermag ich mir nur einzubilden, wenn ich gleichzeitig die Riechbewegungen der Nase ausführe. Richte ich aber meine volle Aufmerksamkeit auf die stattfindende Empfindung, so nehme ich nur die Bewegungsempfindung, keine Spur von Geruchsempfindung wahr. Auch Andere bestätigen mir diese Beobachtung sowie das analoge in Bezug auf die andern oben erwähnten Empfindungen. Lässt sich nun auch auf diese subjectiven Wahrnehmungen noch keine allgemeingültige Regel gründen, so geht doch jedenfalls daraus hervor, dass viele Individuen Geruch, Geschmack, Druck, Wärme und Kälte nur bei Einwirkung der entsprechenden äußeren Reize auf das Sinnesorgan zu empfinden vermögen. Daraus ist aber zu schließen, dass in diesen Sinnesgebieten die Empfindung fortwährend der eigenthümlichen Reizeinwirkungen auf das äußere Sinnesorgan bedarf, ebenso wie diese in allen Sinnesgebieten zur ersten Entstehung der Empfindungen während des individuellen Lebens erforderlich gewesen sind.

---

1) A. Foerster, Die Missbildungen des Menschen. Jena 1861, S. 59, 78 f.

2) Ich habe über diese Frage mit einem intelligenten, wissenschaftlich gebildeten Manne correspondirt, der, in seinem achten Lebensjahre total erblindet, jetzt (1872) etwa zwischen dreißig und vierzig steht. Derselbe versichert mich, dass seine Traum- und Erinnerungsbilder die volle Lebhaftigkeit ihrer Farben bewahrt haben.

3) Fechner, Elemente der Psychophysik. II, S. 469 ff.

Zweitens setzt sich die Lehre von der specifischen Energie in Widerspruch mit der Annahme einer Entwicklung der organischen Wesen und ihrer Functionen, während die Hypothese der Anpassung der Reizvorgänge an den Reiz nur als die besondere Form erscheint, welche die Entwicklungstheorie in Bezug auf die Entwicklung der Sinne annimmt. Nun hat man zwar in neuerer Zeit meist diesem Widerspruch zu entgehen geglaubt, indem man die Entstehung der specifischen Energien selbst als ein Product genereller Entwicklung betrachtete. Aber die oben erwähnten Erfahrungen an Blind- und Taubgeborenen oder in frühester Lebenszeit Erblindeten und Taubgewordenen beweisen gerade, dass in diesem Fall der generellen Entwicklung höchstens ein vorbereitender Einfluss zukommt, dass jedoch die Anpassung selbst immer erst während des individuellen Lebens eintritt, und die Beobachtungen am Geruchs-, Geschmacks- und Tastsinn machen es außerdem wahrscheinlich, dass selbst dies nicht unter allen Bedingungen stattfindet, sondern dass in vielen Fällen der durch das äußere Sinnesorgan vermittelte specifische Reizungsvorgang die unerlässliche Bedingung für die Entstehung der specifischen Empfindungen bleibt.

Historisch betrachtet ist die Lehre von den specifischen Energien darauf zurückzuführen, dass die philosophische Grundlage der neueren Naturwissenschaften überhaupt und ganz besonders der Sinneslehre bisher auf KANT ruhte. In der That ist jene Lehre nichts anderes als ein physiologischer Reflex des KANT'schen Versuchs, die a priori gegebenen oder, was man meist für das nämliche hielt, die subjectiven Bedingungen der Erkenntniss zu ermitteln, wie dies bei dem hervorragendsten Vertreter derselben, bei J. MÜLLER, deutlich zu erkennen ist[1]). Auch ließen sich die früheren physiologischen Erfahrungen über die Sinne zur Noth mit der Annahme der specifischen Energien in Einklang bringen, wobei diese den Vorzug einer möglichst einfachen Formulirung der Thatsachen darzubieten schien. Ueber diesem Vorzug übersah man dann leicht, dass durch eine solche Formulirung nicht nur nichts erklärt sondern der Weg zu einer tieferen Erkenntniss der Beziehungen zwischen Empfindung und Reiz von vornherein abgeschnitten war. Zuerst haben dann die speciellen Gestaltungen, welche man der Hypothese geben musste, um die neueren Beobachtungen im Gebiet des Gesichts- und Gehörssinns mit ihr zu vereinen, die oben aufgezeigten Widersprüche dargelegt, zu deren Beseitigung von einer andern Seite die in der Nervenphysiologie gewonnenen Anschauungen hindrängen. Durch diese Aenderung des theoretischen Standpunktes ist die Empfindung, wie sich nicht verkennen lässt, dem äußeren Reiz näher gerückt, sie steht ihm nicht mehr als eine unbegriffene Energie bestimmter Nervengebiete völlig unabhängig, unberührt von der besondern Beschaffenheit des Reizes, gegenüber, sondern sie richtet sich wesentlich nach dieser, indem die Qualität der Empfindung nur aus der Einwirkung einer bestimmten Reizform auf die Nervensubstanz und deren äußere, wesentlich einen Theil des centralen Nervensystems selbst ausmachende Hülfsapparate hervorgeht. Natürlich wird dadurch die Empfindung nicht mit dem äußeren Reiz identisch, sondern sie bleibt die subjective Reaction des Bewusstseins, die bestimmten Nervenprocessen parallel geht. Der wesentliche Unterschied von der Hypothese der specifischen Energien

---

1) J. MÜLLER, Handbuch der Physiologie, II, S. 249 f. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns, S. 39.

besteht aber darin, dass diese die Empfindung lediglich von den Theilen bestimmt sein lässt, in welchen der Reizungsvorgang abläuft, während wir in der Form dieses Vorgangs den nächsten Grund für die Qualität der Empfindung erkennen. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, dass diese Anschauung auch die psychologisch begreiflichere ist. Wir können uns sehr wohl vorstellen, dass unser Bewusstsein qualitativ bestimmt sei durch die Beschaffenheit der Processe, welche in den Organen, die seine Träger sind, ablaufen: es wird uns aber schwer zu denken, wie dieses qualitative Sein nur mit den örtlichen Verschiedenheiten jener Processe veränderlich sein soll. Man müsste mindestens neben den örtlichen noch andere innere Verschiedenheiten annehmen. Dann ist man aber von selbst bei der obigen Anschauung angelangt, welche keineswegs leugnet, dass nebenbei die einzelnen Provinzen des Nervensystems in die verschiedenen Functionen sich theilen. Nur haben diese örtlichen Verschiedenheiten für unser Bewusstsein, das sich alle räumlichen Beziehungen erst construiren muss, weder einen ursprünglichen noch einen absolut unveränderlichen Werth[1]).

Achtes Capitel.

Intensität der Empfindung.

1. Maßmethoden der Empfindung.

Dass jede Empfindung eine gewisse Intensität besitzt, in Bezug auf welche sie mit andern Empfindungen, namentlich mit solchen von übereinstimmender Qualität, verglichen werden kann, ist eine Thatsache der innern Erfahrung. Nach der Intensität der Empfindungen schätzen wir unmittelbar die Stärke der äußeren Sinnesreize. Erst die physikalischen Untersuchungsmethoden gestatten eine genauere und von der Empfindung unabhängige Messung der letzteren. Hierdurch entsteht dann aber für die

1) Vom Standpunkte der Entwicklungstheorie aus hat wohl zuerst G. H. Lewes die Hypothese der specifischen Energien bekämpft. (Physiology of common life. London 1860, chap. VIII. Problems of life and mind. London 1874, p. 135.) Aehnliche Einwände machte später A. Horwicz geltend. (Psychologische Analysen auf physiologischer Grundlage. Halle 1872, I, S. 108.) Ohne diese Ausführungen zu kennen, wurde ich bei der Ausarbeitung der ersten Auflage des vorliegenden Werkes (1872) von der Physiologie der Nervencentren und Sinnesorgane aus zu der Ueberzeugung geführt, dass jene Hypothese unhaltbar sei und auf die theoretischen Anschauungen, die in den genannten Gebieten in der neueren Zeit zur Geltung gekommen sind, zum Theil einen schädlichen Einfluss ausgeübt habe.

Psychologie die Aufgabe, zu ermitteln, inwiefern jene unmittelbare Schätzung, welche wir mit Hülfe der Empfindungen vornehmen, der wirklichen Stärke der Reize entspricht oder von ihr abweicht.

Das so festgestellte Verhältniss pflegt man als Beziehung zwischen Reiz und Empfindung zu bezeichnen. Der Kürze wegen mag dieser Ausdruck beibehalten werden. Es sei aber sogleich bemerkt, dass derselbe streng genommen unrichtig ist, da nur die Beziehung zwischen dem Reiz und der Auffassung der Empfindung unserer Messung zugänglich ist, während die Frage, wie sich die Empfindungen unabhängig von ihrer Auffassung und Vergleichung verhalten, durch die directe Untersuchung nicht beantwortet werden kann. Ferner ist es klar, dass die Untersuchung der Beziehung zwischen dem Reiz und der Empfindung nur die äußersten Endglieder einer Kette von Beziehungen herausgreift, welche sämmtlich ermittelt werden müssten, um alle psychophysischen Bedingungen der Empfindungsstärke festzustellen. Zunächst wird der physikalische Reiz in die Sinneserregung, diese in die Nervenreizung, und die letztere endlich in die centralen Vorgänge umgewandelt, welche die Empfindung begleiten. Ueber alle diese Vorgänge besitzen wir nur sehr geringe Aufschlüsse. Die Ermittelung der Beziehung zwischen Reiz und Empfindung bildet also erst den Anfang einer ziemlich weit aussehenden Untersuchung, und es ist unvermeidlich, dass die Resultate jener Ermittelung gegenwärtig noch verschiedener Deutungen fähig sind.

Unter Maßmethoden der Empfindung oder, wie man sie wegen ihrer allgemeinen Bedeutung auch genannt hat, unter psychophysischen Maßmethoden versteht man nun solche Methoden, welche bestimmt sind, die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen der quantitativen Veränderung der äußeren Sinnesreize und den quantitativen Veränderungen, welche in unserer subjectiven Auffassung die entsprechenden Empfindungen darbieten, festzustellen. Andere Maßmethoden gibt es nicht, weil eine von unserer Auffassung unabhängige Messung der Empfindungen vielleicht für immer, eine zureichende Messung der physiologischen Reizungsvorgänge aber wenigstens für jetzt unmöglich ist. Dies vorausgesetzt können der messenden Methodik auf diesem Gebiete zwei Aufgaben gestellt werden. Die erste besteht in der Bestimmung der Grenzwerthe, zwischen denen Veränderungen der Reize von Veränderungen der Empfindung begleitet sind, die zweite in der Ermittelung der gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung. In dieser allgemeinen Bedeutung beziehen sich die im folgenden zu erörternden Maßmethoden auf alle Eigenschaften der Empfindung, die überhaupt messbare Unterschiede darbieten, also nicht bloß auf die Intensität, sondern auch auf die Qualität der Empfindung; ja in vielen Fällen können sie auf

die quantitative Untersuchung der Vorstellungen übertragen werden, die aus dem Zusammenwirken verschiedener elementarer Empfindungen resultiren. Unbeschadet dieser Allgemeingültigkeit der Maßmethoden soll jedoch hier zunächst ihre Anwendung auf die Messung der Empfindungsstärke erörtert werden, eine Anwendung, die, weil sie die einfachste ist, zugleich die zweckmäßigste Einführung in die Lehre von den psychophysischen Maßmethoden überhaupt bildet.

Alle Intensitätsänderungen der Empfindung bewegen sich zwischen einer unteren und einer oberen Reizgrenze. Die untere Grenze, diesseits welcher die Reizbewegung zu schwach ist, um eine merkliche Empfindung zu verursachen, nennt man die Reizschwelle; die obere, über die hinaus eine Steigerung der Reizstärke die Intensität der Empfindung nicht mehr zunehmen lässt, wollen wir die Reizhöhe nennen[1]). Der Reizschwelle entspricht die eben merkliche Empfindung oder, wie wir sie kürzer nennen wollen, die Minimalempfindung, der Reizhöhe die Maximalempfindung. Von der Lage der Reizschwelle ist die Reizempfindlichkeit abhängig. Je kleiner diejenige Reizgröße ist, welche der Minimalempfindung entspricht, um so größer nennen wir die Empfindlichkeit. Liegt z. B. in einem gegebenen Fall die Minimalempfindung beim Reize 1, in einem andern beim Reize 2, so verhält sich die Empfindlichkeit wie 1 : $^1/_2$, oder allgemein: die Reizempfindlichkeit ist proportional dem reciproken Werth der Reizschwelle. Von der Reizhöhe dagegen wird eine andere Eigenschaft bestimmt, welche wir die Reizempfänglichkeit nennen wollen, indem wir darunter die Fähigkeit verstehen, wachsenden Werthen des Reizes mit der Empfindung zu folgen. Je größer die Reizhöhe, um so größer wird die Reizempfänglichkeit sein. Beginnt z. B. die Maximalempfindung in zwei zu vergleichenden Fällen bei Reizen, die sich wie 1 : 2 verhalten, so verhält sich auch die Empfänglichkeit wie 1 : 2, oder allgemein: die Reizempfänglichkeit ist proportional dem directen Werth der Reizhöhe. Bezeichnen wir endlich das ganze Gebiet derjenigen Reizgrößen, deren Veränderung von einer parallel gehenden Veränderung der Empfindung begleitet ist, als den Reizumfang, so wird derselbe zunehmen, je mehr die Reizschwelle sinkt und die Reizhöhe steigt. Liegt z. B. in einem ersten Fall die Reizschwelle bei 1, die Reizhöhe bei 4, in einem zweiten jene bei 2, diese bei 8, so ist beidemal der relative Reiz-

---

1) Der metaphorische Ausdruck Schwelle rührt von HERBART her. Er nannte diejenige Grenze, welche die Vorstellungen bei ihrem Bewusstwerden zu überschreiten scheinen, die Schwelle des Bewusstseins. (Psychologie als Wissenschaft, Werke V, S. 541.) Von FECHNER wurde dieser Ausdruck auf das Empfindungsmaß übertragen (Elemente der Psychophysik I, S. 238). Es scheint mir angemessen für den der Schwelle gegenüberstehenden maximalen Grenzwerth ebenfalls eine kurze Bezeichnung einzuführen, wofür ich den Ausdruck Reizhöhe vorschlage.

umfang = 4. Liegt aber in einem dritten Fall die Reizschwelle bei $^1/_2$, die Reizhöhe bei 4, so ist derselbe nun = 8. Oder allgemein: der relative Reizumfang ist proportional dem Producte der Reizempfänglichkeit in die Reizempfindlichkeit oder dem Quotienten der Reizschwelle in die Reizhöhle. Bezeichnen wir, um diese Beziehungen festzuhalten, die Reizschwelle mit S, die Reizhöhe mit H, so ist

das Maß der Reizempfindlichkeit $= \frac{1}{S}$,

das Maß der Reizempfänglichkeit $= H$,

das Maß des Reizumfangs $= \frac{H}{S}$.

Zur Bestimmung der Reizschwelle kann man sich zweier Methoden bedienen. Man lässt entweder einen Reiz, der unter der Größe S liegt, langsam anwachsen, bis er diese Größe erreicht hat, oder man lässt einen Reiz, der über der Schwelle liegt, so lange abnehmen, bis er eben unmerklich geworden ist. Im ersten Fall erhält man einen etwas größeren Werth als im zweiten: dort die eben merkliche, hier die eben unmerkliche Reizstärke. Am zweckmäßigsten combinirt man daher beide Methoden, indem man aus ihren Ergebnissen das Mittel nimmt und also die Reizschwelle als diejenige Größe bestimmt, welche zwischen dem eben merklichen und dem eben unmerklichen Reize genau in der Mitte liegt. Zur Ermittelung der Reizhöhe lässt sich nur eine einzige Methode verwenden: man lässt einen Reiz, welcher etwas unter dem Werthe H liegt, bis zu der Größe zunehmen, über welche hinaus eine merkliche Steigerung der Empfindung nicht mehr bewirkt werden kann. Das umgekehrte Verfahren ist hier wegen der starken Ermüdung, die übermaximale Reize herbeiführen, ausgeschlossen. Da aber der nämliche Einfluss schon diesseits der Reizhöhle sich in störender Weise geltend macht, so sind überhaupt numerische Ermittelungen der oberen Reizgrenze sehr unsicher. Bei der Bestimmung der beiden Grenzwerthe S und H wird es endlich unerlässlich zum Behuf der möglichsten Elimination wechselnder Zustände des Bewusstseins und der Sinnesorgane zahlreiche Beobachtungen auszuführen, bei denen auf den Gang der Ermüdungseinflüsse Rücksicht zu nehmen ist. Dies ist bis jetzt selbst bei den Untersuchungen über die Reizschwelle kaum geschehen. Ueberdies bleibt gerade die letztere bei einigen Sinnesorganen deshalb unbestimmbar, weil, wie wir unten sehen werden, permanente schwache Reize existiren, durch welche sich die betreffenden Sinne fortwährend über der Reizschwelle befinden.

Gesetzmäßige Beziehungen zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung sind in dem ganzen Gebiet des Reizumfangs von der Reizschwelle bis zur Reizhöhe der Untersuchung zugänglich. Die

Aufgabe besteht hier darin, zu ermitteln, um welche Größe in den verschiedenen Theilen der zwischen jenen Grenzen eingeschlossenen Reizscala nach unserer Schätzung die Empfindungsstärke sich ändert, wenn die Reizstärke um eine gegebene Größe geändert wird. Je kleiner diejenige Reizänderung ist, die erfordert wird, um eine gegebene, in den verglichenen Beobachtungen constant erhaltene Aenderung in unserer Auffassung der Empfindung hervorzubringen, um so größer nennen wir die Unterschiedsempfindlichkeit. Die letztere wird also gemessen durch den reciproken Werth der zu einer bestimmten Empfindungsänderung nöthigen Aenderung der Reizintensität. Zu ihrer Bestimmung kann man die folgenden vier Methoden anwenden, von denen sich die zwei ersten als die Abstufungsmethoden, die zwei letzten als die Fehlermethoden bezeichnen lassen. Sie alle zusammen tragen, zur Unterscheidung von andern Methoden der experimentellen Psychologie, den Namen der psychophysischen Maßmethoden, da sie, weit über den vorliegenden Zweck hinaus, überall da zur Anwendung kommen, wo es sich um eine Maßbestimmung psychischer Vorgänge und um eine Ermittelung ihrer quantitativen Beziehung zu den ihnen parallel gehenden physischen Vorgängen handelt.

1. Die Methode der Minimaländerungen (auch Methode der eben merklichen Unterschiede genannt). Bei ihr sucht man auf verschiedenen Stufen der Reizscala diejenige Aenderung der Reizstärke festzustellen, welche eine minimale, d. h. eben die Grenze unserer Auffassung erreichende Aenderung der Empfindung bewirkt. Das Verfahren ist hiernach demjenigen verwandt, das zur Ermittelung der Reizschwelle dient. Nur hat man dabei nicht die Empfindung Null mit einem Minimalwerth der Empfindung, sondern Empfindungen von verschiedener Größe mit andern Empfindungen zu vergleichen, welche von ihnen um minimale Werthe verschieden sind. Wegen dieser Analogie hat Fechner jenen Reizunterschied, welcher einem eben merklichen Unterschied zweier Empfindungen entspricht, als die Unterschiedsschwelle bezeichnet[1]). Je größer diese Unterschiedsschwelle ist, um so geringer ist offenbar die Unterschiedsempfindlichkeit: die Größe der letzteren wird also unmittelbar durch die reciproken Werthe der ersteren gemessen. Zur Feststellung der Unterschiedsschwelle lässt man zuerst einen untermerklichen Unterschied so lange zunehmen, bis er übermerklich wird, und hierauf einen übermerklichen Unterschied so lange abnehmen, bis er untermerklich wird. Als Unterschiedsschwelle wird dann diejenige Reizänderung betrachtet, welche zwischen dem eben verschwindenden und dem eben merklich werdenden Unterschied genau in der Mitte liegt, wobei dieser Mittelwerth, um ver-

1) Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 242.

änderliche Nebeneinflüsse möglichst zu eliminiren, wieder aus mehrfach wiederholten, in verschiedener Zeitfolge der Reize oder bei abwechselnder räumlicher Lage derselben ausgeführten Beobachtungen gewonnen werden muss. Solche Versuchsreihen werden bei verschiedenen Reizintensitäten ausgeführt und ergeben so eine Scala von Unterschiedsschwellen[1]).

2. Die Methode der mittleren Abstufungen (auch Methode der übermerklichen Unterschiede genannt). Sie kommt, obgleich in ihrer psychophysischen Anwendung jünger als die vorangegangene und die folgenden Methoden, demjenigen Verfahren, nach welchem wir im praktischen Leben Empfindungen abschätzen, am nächsten. So lange wir uns darauf beschränken, je zwei qualitativ übereinstimmende Empfindungen in Bezug auf ihre Intensität zu vergleichen, vermögen wir nur anzugeben, ob sie wenig oder sehr verschieden sind in ihrer Stärke; eine nähere quantitative Bestimmung ist aber, so lange uns nicht Associationen zu Hülfe kommen, unmöglich. Dies wird anders, sobald drei Empfindungen zur Vergleichung herbeigezogen werden. Wir vermögen dann im allgemeinen leicht zu entscheiden, ob sich diejenige Empfindung, welche zwischen der schwächsten und stärksten liegt, näher bei der ersten oder der zweiten befinde, oder ob sie etwa gleich weit von beiden entfernt sei. Stuft man demgemäß je drei Reize allmählich so ab, dass der mittlere nach unserer Schätzung genau zwischen dem ersten und dritten die Mitte hält, so lässt sich durch die wiederholte Anwendung dieses Verfahrens eine Reizscala herstellen, deren Intervalle gleich großen Intervallen unserer Empfindungsschätzung entsprechen. Misst man dann die physikalische Intensität der sämmtlichen zur Anwendung gekommenen Reize, so ergibt sich hieraus unmittelbar die Beziehung zwischen der wirklichen und der von uns mittelst der Intensität der Empfindung geschätzten Reizstärke. Bezeichnen wir die auf einander folgenden Werthe der durch mittlere Abstufung gewonnenen Reizscala mit r_1, r_2, r_3, r_4 . . . ., so werden die Quotienten $\frac{r_2}{r_1}$, $\frac{r_3}{r_2}$, $\frac{r_4}{r_3}$, . . . um so größer werden, je mehr die Unterschiedsempfindlichkeit abnimmt, und es werden daher unmittelbar ihre reciproken Werke $\frac{r_1}{r_2}$, $\frac{r_2}{r_3}$ . . . . als Maße der Unterschiedsempfindlichkeit benutzt werden können. Für die Gewinnung zuverlässiger Resultate ist es aber unerlässlich, diese Methode entweder mit derjenigen der Minimaländerungen oder mit einer der beiden sogleich zu besprechenden Fehlermethoden zu combiniren[2]).

1) Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 71, 94, 120. G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik. Berlin 1878, S. 56. Wundt, Phil. Stud. I, S. 556.

2) Plateau, Bulletin de l'acad. roy. de Belgique, t. XXXIII, p. 376. J. Delboeuf, Étude psychophysique. Bruxelles 1873. p. 50.

3. Die Methode der mittleren Fehler. Sie stützt sich auf die Erwägung, dass, je kleiner der Unterschied des Reizes ist, der in der Empfindung merklich wird, um so kleiner auch derjenige Reizunterschied sein werde, welcher nicht mehr merklich ist. Man darf daher voraussetzen, dass die Genauigkeit, mit welcher, wenn ein erster Reiz gegeben ist, ein zweiter nach der Empfindung abgestuft wird, um demselben gleich zu erscheinen, der Größe der Unterschiedsschwelle umgekehrt proportional sei. Demgemäß sucht man im Vergleich mit einer gegebenen Reizstärke eine zweite so abzustufen, dass sie eine von der ersten nicht zu unterscheidende Empfindung erzeugt. Die Präcision, mit der dies geschieht, ist umgekehrt proportional dem durchschnittlich begangenen Fehler. Da nun weiterhin die Genauigkeit der Bestimmungen um so größer sein wird, je kleinere Empfindungsunterschiede wir zu schätzen vermögen, so muss auch die Unterschiedsempfindlichkeit dem begangenen Fehler umgekehrt proportional sein. Maßgebende Werthe für den Betrag dieses Fehlers erhält man aber erst aus zahlreichen Einzelbeobachtungen, da der im einzelnen Fall begangene Fehler von dem einem fortwährenden Wechsel unterworfenen Stand des Bewusstseins und andern Nebenumständen mitbestimmt ist, welche erst in einer größern Zahl von Versuchen sich ausgleichen lassen. Das Mittel aus den in einer großen Zahl von Beobachtungen erhaltenen einzelnen Fehlern ist der mittlere Fehler. Derselbe kann in zwei Bestandtheile zerlegt werden: in einen constanten Mittelfehler, der von der Zeit- und Raumlage der mit einander verglichenen Empfindungen abhängt, und der bei einer bestimmten Zeit- und Raumlage einen bestimmten positiven oder negativen Werth hat, und in einen variabeln Mittelfehler, der aus einer positiven und einer negativen Componente besteht, die beide ihrem absoluten Werthe nach einander gleich sein müssen. Diesem variabeln Mittelfehler ist die Unterschiedsempfindlichkeit reciprok. Derselbe muss daher aus dem rohen mittleren Fehler durch Elimination des constanten Fehlers d. h. der Einflüsse der Zeit- und Raumlage der Reize gefunden werden[1]).

Die Methode der mittleren Fehler geht aus der Methode der Minimaländerungen dann hervor, wenn man sich bei dieser auf die Feststellung der eben untermerklichen Reizunterschiede beschränkt. Bei der Ausführung größerer Versuchsreihen zum Behufe dieser Feststellung ergeben sich dann von selbst jene Schwankungen, welche zu einer Trennung des constanten und variabeln mittleren Fehlers und zur Verwerthung des letzteren für die Bestimmung der Unterschiedsempfindlichkeit herausfordern.

1) Fechner, Elemente der Psychophysik I, S. 120. Revision der Hauptpunkte der Psychophysik S. 104. G. E. Müller a. a. O. S. 74.

Aehnlich entspringt nun die folgende, vierte Methode aus dem Verfahren der eben übermerklichen Reizunterschiede; sie weicht aber zugleich von den drei vorangegangenen Methoden dadurch wesentlich ab, dass bei ihr nicht die Reize nach der Empfindung abgestuft werden, sondern dass man umgekehrt die Reizunterschiede constant lässt und untersucht, wie sich in zahlreichen Beobachtungen die Empfindungen verhalten, die solchen constanten Reizunterschieden entsprechen.

4. Die Methode der richtigen und falschen Fälle. Lässt man zwei sehr wenig verschiedene Reize A und B in oft wiederholten Versuchen auf ein Sinnesorgan einwirken, so wird wegen der Schwankungen der Unterschiedsempfindlichkeit und sonstiger Einflüsse, welche die Vergleichung von Empfindungen unsicher machen, bald $A > B$ bald $B > A$, bald $A = B$ erscheinen. Nennen wir demnach solche Schätzungen, bei denen ein vorhandener Reizunterschied richtig aufgefasst wird, richtige Fälle (r), solche, in denen der in Wirklichkeit schwächere Reiz als der stärkere erscheint, falsche Fälle (f), und solche endlich, in denen beide Reize gleich erscheinen, Gleichheitsfälle (g), so wird in einer größeren Reihe von Beobachtungen auf eine gewisse Zahl richtiger immer eine gewisse Zahl von falschen und von Gleichheitsfällen kommen. Das Verhältniss der richtigen Fälle r zur Gesammtzahl n der Fälle, der Quotient $\frac{r}{n}$, wird nun offenbar um so mehr der Einheit $\left(\frac{n}{n}\right)$ sich nähern, je größer der Reizunterschied, oder je größer bei gleichem Reizunterschied die Unterschiedsempfindlichkeit ist. Lässt man daher in verschiedenen Beobachtungsreihen den Reizunterschied constant, so wird der Quotient $\frac{r}{n}$ ein Maß der Unterschiedsempfindlichkeit sein können. Hierbei ist jedoch zu bedenken, dass die Gleichheitsfälle ein Mittelgebiet zwischen richtigen und falschen Fällen darstellen, das deshalb theils den ersteren, theils den letzteren zuzurechnen sein wird. Ist der Unterschied D der beiden Reize sehr wenig von 0 verschieden, so werden ohne erheblichen Fehler die Fälle g zwischen r und f gleichmäßig vertheilt werden können. Als die corrigirte Zahl der richtigen Fälle wird also dann die Summe $r + \frac{g}{2}$ zu betrachten sein. Setzt man $r + \frac{g}{2} = r'$, so wird daher nicht $\frac{r}{n}$, sondern der Quotient $\frac{r'}{n}$ als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu verwenden sein. Doch kann dieser Quotient nicht, wie der reciproke Werth des eben merklichen Unterschieds oder des mittleren variabeln Fehlers, unmittelbar als Maß dienen. Denn ein doppelt so großer Werth von $\frac{r'}{n}$ entspricht

keineswegs etwa einer doppelt so großen Unterschiedsempfindlichkeit, sondern diese wird dann doppelt so groß sein, wenn der Zuwachs des Reizes, welcher denselben durchschnittlichen Werth von $\frac{r'}{n}$ herbeiführt, in dem einen Fall halb so groß ist als in dem andern. Wenn z. B. bei Versuchen über die Druckempfindung in einer ersten Reihe ein Druck $P + 0,4\ P$, in einer zweiten $P + 0,2\ P$ den gleichen Werth für $\frac{r'}{n}$ herbeiführten, so würde die Unterschiedsempfindlichkeit hier doppelt so groß sein als dort. Man muss also, um diese in verschiedenen Fällen zu bestimmen, entweder den Reizzuwachs D so variiren, dass $\frac{r'}{n}$ immer gleich bleibt, oder man muss aus den verschiedenen Werthen $\frac{r'_1}{n}, \frac{r'_2}{n}, \frac{r'_3}{n} \ldots,$ die man bei constant gebliebenem Reizzuwachs erhalten hat, berechnen, welcher Werth D nöthig gewesen wäre, um immer dasselbe $\frac{r'}{n}$ zu erhalten. Da das erste dieser Verfahren zu umständlich sein würde, so ist nur das zweite anwendbar[1]). Die Unterschiedsempfindlichkeit ist dann dem Werthe $\frac{1}{D}$ proportional.

Auch bei der Methode der richtigen und falschen Fälle kommt das Princip der großen Zahlen zur Anwendung, wonach veränderliche Bedingungen, welche die Resultate beeinflussen, in einer großen Zahl von Beobachtungen sich ausgleichen. Aber auch hier gilt solche Ausgleichung nur insofern, als jene Nebenumstände nicht in einem constanten Sinne wirksam sind. Dieselben Verhältnisse, namentlich die Einflüsse der Zeit- und Raumlage der Reize, die bei der vorigen Methode einen constanten mittleren Fehler herbeiführen, bedingen bei der gegenwärtigen constante Abweichungen, welche eliminirt werden müssen. Dies geschieht, indem man verschiedene Beobachtungsreihen ausführt, in denen D constant bleibt, während jene Einflüsse variirt werden[2]).

Vergleichen wir die vier Maßmethoden miteinander, so ist zunächst klar, dass jede derselben ein besonderes Maß der Unterschiedsempfindlichkeit ergibt: denn wir haben als solches benutzt: 1) bei der Methode der Minimaländerungen den reciproken Werth der Unterschiedsschwelle des Reizes: $\frac{1}{U}$, 2) bei der Methode der mittleren Abstufungen den Quotienten je zweier in der hergestellten Reizscala auf einander folgender Reizgrößen: $\frac{R'}{R''}$, 3) bei der Methode der

1) Fechner, Elemente I, S. 104. Revision S. 84.

2) Dabei können durch veränderte Versuchsbedingungen außerdem die verschiedenen Miteinflüsse von einander geschieden werden. Vgl. Fechner a. a. O. S. 113 ff. G. E. Müller a. a. O. S. 46 ff.

mittleren Fehler den reciproken Werth des mittleren variabeln Fehlers: $\frac{1}{F}$, und 4) bei der Methode der richtigen und falschen Fälle den reciproken Werth desjenigen Reizzuwachses, welcher in verschiedenen Fällen das gleiche Verhältniss $\frac{r}{n}$ herbeiführt: $\frac{1}{D}$. Diese drei Maße sind nach ihrer absoluten Größe nicht unmittelbar mit einander vergleichbar. Zur Feststellung der gesetzmäßigen Beziehung zwischen Reizänderung und Empfindungsänderung kann aber jede derselben verwendet werden: hierzu ist nur erforderlich, dass die Maße $\frac{1}{U}$, $\frac{R'}{R''}$, $\frac{1}{F}$ oder $\frac{1}{D}$ bei verschiedenen absoluten Reizstärken bestimmt werden.

Unter den vier erörterten Methoden ist die der Minimaländerungen die älteste; sie wurde zuerst von E. H. Weber[1]), dem Urheber der psychophysischen Messungen, angewandt. Die Methode der mittleren Abstufungen ist zuerst bei der Messung von Sterngrößen benutzt und danach von Plateau für psychophysische Zwecke vorgeschlagen worden. Versuche nach der Methode der mittleren Fehler wurden zuerst von Fechner und Volkmann[2]), solche nach der Methode der richtigen und falschen Fälle von Vierordt[3]) ausgeführt. Die Theorie dieser Methoden hat aber erst Fechner[4]) in umfassender Weise entwickelt und dadurch eine genauere Anwendung derselben möglich gemacht; werthvolle Ergänzungen sind von G. E. Müller[5]) und Jul. Merkel[6]) gegeben worden. Die Methode der Minimaländerungen sowie diejenige der mittleren Abstufungen besaßen in ihren früheren Anwendungen nur den Charakter approximativer Verfahrungsweisen, da man sich mit einer tastenden Aufsuchung der Unterschiedsschwellen und der mittleren Intensitäten begnügte. In den neueren Beobachtungen ist auch für sie ein methodischeres Verfahren eingeführt worden, welches sie den übrigen Methoden gleichstellt, indem es die Elimination constanter Fehler und die Ermittelung der wahrscheinlichen Fehler der Schätzungen ebenfalls möglich macht[7]).

Hinsichtlich der näheren Ausführung der vier psychophysischen Methoden mögen der obigen allgemeinen Darstellung nun noch einige speciellere Bemerkungen folgen.

1. Die Methode der Minimaländerungen. Nennen wir denjenigen Reiz der ganzen Reizscala, für welchen in einem einzelnen Fall die Unterschiedsschwelle bestimmt werden soll, den Normalreiz r, einen anderen mit ihm zu vergleichenden variabeln Reiz den Vergleichsreiz r', so besteht die nächste Aufgabe darin, denjenigen Werth von r' zu finden, bei welchem r' um ein eben merkliches größer oder kleiner ist als r. Zu diesem Zweck wird zuerst $r' = r$ genommen, dann durch unmerkliche Zwischenstufen so lange verstärkt, bis eben $r' > r$ erscheint; dieser Punkt wird aufgezeichnet, aber zur

1) Anotationes anatomicae et physiologicae, XII (1834), Lips. 1851. Art. Tastsinn und Gemeingefühl in Wagner's Handwörterb. der Physiol. III, 2. S. 481.

2) Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 74.

3) Archiv f. physiol. Heilk. XI, S. 844, XV, S. 185.

4) Elemente der Psychophysik I u. II, Revision der Hauptpunkte der Psychophysik 1882, Ueber die psychischen Maßprincipien, Philos. Stud. IV, S. 161 ff.

5) Zur Grundlegung der Psychophysik. Berlin 1878.

6) Philos. Stud. VII, S. 558 ff., VIII, S. 97 ff.

7) Philos. Stud. I, S. 556, III, S. 497.

Sicherstellung desselben r' noch etwas weiter verstärkt. Hierauf wird r' allmählich geschwächt, bis ebenso der Punkt, wo $r' = r$ erscheint, erreicht und wieder etwas überschritten ist. Man hat auf solche Weise zwei Werthe, die wir mit r'_0 und r''_0 bezeichnen wollen, und aus denen man den Mittelwerth $r_0 = \frac{r'_0 + r''_0}{2}$ bestimmt. In ähnlicher Weise geht man nun von dem Punkte $r' = r$ nach abwärts, indem man r' kleiner als r werden lässt, bis man wieder durch unmerkliche Abstufungen den Punkt erreicht hat, wo $r' < r$ erscheint, und von hier wird endlich wieder bis zur scheinbaren Gleichheit von r' und r zurückgegangen. Aus den so erhaltenen Werthen, die wir mit r'_u und r''_u bezeichnen wollen, wird ebenfalls ein Mittelwerth $r_u = \frac{r'_u + r''_u}{2}$ berechnet. Auf diese Weise gewinnt man zwei Schwellenwerthe, nämlich

die obere Unterschiedsschwelle $\Delta r_0 = r_0 - r$, und
die untere Unterschiedsschwelle $\Delta r_u = r - r_u$.

Derartige Versuchsreihen zur Bestimmung von Δr_0 und Δr_u werden für jedes r zahlreiche ausgeführt, um genauere Mittelwerthe zu gewinnen und, wo es sich nöthig zeigt, constante Fehler zu eliminiren. Die Bedingung zur Entstehung solcher Fehler ist namentlich dadurch gegeben, dass die Raum- oder Zeitlage der Reize stets auf deren Schätzung einen Einfluss äußert. Der Einfluss der Raumlage ist eventuell (nämlich wenn die zu vergleichenden Reize nach einander einwirken) zugleich mit der Zeitlage bei Tast- und Gesichtsversuchen, der Einfluss der Zeitlage allein bei Schallversuchen zu beachten. Geht z. B. im letzteren Fall regelmäßig der Normalschall voran, so erhält man für r_0 und für r_u einen anderen Werth, als wenn der Vergleichsschall vorangeht. Es ist daher erforderlich, jede dieser Bestimmungen bei doppelter Zeitlage vorzunehmen, oder allgemein: wo verschiedene Raum- oder Zeitlagen möglich sind, da muss sowohl r_0 wie r_u in jeder Raum- und Zeitlage besonders bestimmt und dann aus allen diesen Bestimmungen das Mittel genommen werden. Ist der Fehler der Zeitlage so groß, dass bei objectiver Gleichheit von r und r' in der Empfindung entweder $r > r'$ oder $r' > r$ erscheint, so muss das Verfahren dahin abgeändert werden, dass man in jeder Zeitlage nicht von dem Punkt objectiver sondern von einem Punkt subjectiver Gleichheit der Reize ausgeht, wobei dieser Punkt wieder für die beiden Zeitlagen rr' und $r'r$ durch Vorversuche besonders zu bestimmen ist. In allen übrigen Beziehungen bleibt dabei die Ausführung der Methode unverändert. Hat man auf einem dieser Wege schließlich für eine Reihe verschiedener Reizgrößen r die zugehörigen Werthe r_0 und r_u gewonnen, so ergeben sich unmittelbar für die functionellen Beziehungen der Unterschiedsempfindlichkeit folgende Gesichtspunkte:

Wenn Δr_0 und Δr_u constant bleiben, während zugleich fortwährend $\Delta r_0 = \Delta r_u$ ist, so bedeutet dies Constanz der absoluten Unterschiedsempfindlichkeit. Verändern sich dagegen Δr_0 und Δr_u beide mit wachsendem r, während für irgend ein einzelnes r Δr_0 von Δr_u nur wenig verschieden ist, so verändert sich zwar die Unterschiedsempfindlichkeit mit wachsendem Reize, aber diese Veränderung zwischen den Grenzen r_u und r_0 ist so klein, dass man annähernd die mittlere Unterschiedsschwelle $\Delta r = \frac{\Delta r_0 + \Delta r_u}{2}$

setzen kann. Es lässt sich dann der Schätzungswerth R des Reizes r finden aus der Gleichung

$$R = r_0 - \Delta r = r_u + \Delta r\ ,$$

und eine Größe $\Delta = R - r = \frac{1}{2}(\Delta r_0 - \Delta r_u)$ bezeichnet die Schätzungsdifferenz, wobei positive Werthe von Δ ein Ueberschätzen, negative ein Unterschätzen des Reizes r ausdrücken. Weichen Δr_0 und Δr_u erheblich von einander ab, so genügt aber ihr arithmetisches Mittel nicht mehr, um die mittlere Unterschiedsschwelle Δr zu gewinnen, sondern es muss nun bei der Bestimmung der letzteren das Gesetz, nach welchem sich die Unterschiedsempfindlichkeit verändert, berücksichtigt werden. Angenommen z. B., die Unterschiedsschwellen wüchsen bei zunehmender Intensität der Empfindung in einer geometrischen Progression, so würde die mittlere Schwelle das geometrische Mittel aus den beiden Partialschwellen, also $\Delta r = \sqrt{(\Delta r_0)^2 \cdot (\Delta r_u)^2}$ sein. Wir werden sehen, dass die zu beobachtende Veränderung der Unterschiedsschwelle bei wachsendem Reize in der That das geometrische Mittel fordert. Da übrigens jene Veränderung innerhalb enger Grenzen sehr klein ist, so kann statt derselben im allgemeinen ohne merklichen Fehler das arithmetische Mittel verwendet werden[1]).

Ein besonderes Interesse bietet wegen der unten zu erörternden gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung der Fall einer Constanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit bei wechselnder Reizgröße r. Soll diese Constanz bestehen, so müssen sich aus den Beobachtungen die folgenden Gleichungen ergeben:

$$\frac{\Delta}{r} = \text{const.},\quad \frac{r_0}{r} = \frac{r}{r_u} = \text{const.}$$

Die nach der oben angegebenen Methode in einem einzelnen Versuch bei einem gegebenen Reize r gewonnenen Werthe r_0, r_u und Δ können natürlich auf zureichende Genauigkeit noch keinen Anspruch erheben, sondern es müssen zahlreiche Einzelbestimmungen vorgenommen werden, aus denen das Mittel zu nehmen ist. Hierbei ergibt sich dann zugleich aus den Abweichungen der Einzelbeobachtungen von einander nach den Regeln der Fehlertheorie der wahrscheinliche Fehler der Einzelbeobachtungen, welcher in diesem Fall zugleich ein reciprokes Maß für die Genauigkeit der Empfindungsunterschiede ist. Hat man nämlich in n Beobachtungen bei dem nämlichen Reize für die Schätzungsdifferenz den Mittelwerth Δ und die Einzelwerthe Δ_1, Δ_2, $\Delta_3 \ldots \Delta_n$ erhalten, so ist der mittlere variable Fehler einer Beobachtung $F = \sqrt{\frac{(\Delta - \Delta_1)^2 + (\Delta - \Delta_2)^2 + \ldots (\Delta - \Delta_n)^2}{n-1}}$, aus welchem man den wahrscheinlichen Fehler $wF = 0{,}6745\, F$ oder annähernd $= \frac{2}{3} F$ findet, und daraus den wahrscheinlichen Fehler in der Bestimmung des mittleren Schätzungswerthes R oder der Schätzungsdifferenz $\Delta = wF_m = \frac{wF}{\sqrt{n}}$.

Der große Werth der Minimalmethode besteht darin, dass sie allein (keine der folgenden Methoden kommt ihr in dieser Beziehung gleich) eine sichere

1) Wundt, Philos. Studien I, S. 556. Ueber specielle Modificationen der Methode vgl. P. Starke, ebend. III, S. 275, und J. Merkel, ebend. IV. S. 118.

Bestimmung der das directeste Maß der Unterschiedsempfindlichkeit abgebenden Unterschiedsschwelle zulässt. Ihr Nachtheil besteht dagegen in den nicht eliminirbaren störenden Einflüssen, die bei ihr der Zustand der Erwartung ausübt, indem derselbe geneigt macht, um so leichter eine Empfindungsdifferenz anzunehmen, je häufiger schon in einer bestimmten Richtung ein Reizunterschied verändert worden ist. Damit der so entstehende Erwartungsfehler möglichst klein werde, muss vor allem die Größe der Stufen nach Maßgabe von eigens zu diesem Zweck ausgeführten Vorversuchen so gewählt werden, dass sie im Verhältniss zu der jeweils zu bestimmenden Unterschiedsschwelle weder zu groß noch zu klein ist. Zugleich darf in einem bestimmten Empfindungsgebiete nur dann bei den verschiedenen Punkten der Reizscala eine und dieselbe Stufengröße gewählt werden, falls sich herausstellen sollte, dass auch die absolute Unterschiedsschwelle die nämliche ist. Trifft also letzteres nicht zu, so muss die Stufengröße stets proportional der Veränderung der Unterschiedsschwelle variirt werden. Auch hier gestalten sich diese Bestimmungen wieder sehr einfach für den Fall, dass nicht die absolute, sondern die relative Unterschiedsschwelle constant ist. Dann kann man, wenn für den Ausgangsreiz r_1 die gewählte Stufengröße $= \delta_1$ war, die einem Reize r_2 entsprechende Stufe $\delta_2 = \frac{r_2}{r_1}\delta_1$ nehmen. Noch vollständiger dürfte sich jedoch der Erwartungsfehler eliminiren lassen, wenn, analog wie es bei der unten folgenden Methode der mittleren Abstufungen mit Erfolg geschehen ist, an der Stelle einer regelmäßigen eine unregelmäßige Variation des Vergleichsreizes erfolgt. Man gebe also in einer Reihe von Versuchen successiv zu dem Normalreiz r die Vergleichsreize r_1, r_2, r_3 . . . ., die unregelmäßig über und unter r gelegen sind, so aber dass keiner von ihnen die Unterschiedsschwelle erheblich überschreitet. Aus einer Reihe so ausgeführter Versuche sind 1) die unter dem Normalreiz r gelegenen Werthe des Vergleichsreizes r', bei denen $r' = r$ empfunden wurde, zu einem Mittel zu vereinigen, 2) die ebenso gelegenen, denen r' eben merklich $< r$ entsprach, sodann 3) die über r gelegenen Werthe $r' = r$, 4) die ebenso gelegenen r' eben merklich $> r$. Aus 1 und 2 erhält man dann, wie oben, die untere, aus 3 und 4 die obere Unterschiedsschwelle. Hierbei trägt aber zugleich dies Verfahren den Charakter einer combinirten Methode an sich, da man, wie aus der unter 4 zu besprechenden Methode der richtigen und falschen Fälle ersichtlich sein wird, alle Ergebnisse $r' < r$, $r' > r$ und $r' = r$, ohne Rücksicht auf die gleichzeitige Bedeutung von Schwellenwerthen, die einzelnen Fällen der Ungleichungen $r' < r$ und $r' > r$ zukommt, nach der Methode der r- und f-Fälle behandeln kann. Es ergibt sich dadurch die Möglichkeit, aus dem nämlichen Versuchsmaterial die beiden zur Messung der Unterschiedsempfindlichkeit verwerthbaren Größen, die Unterschiedsschwelle und das unten zu erörternde Präcisionsmaß, neben einander zu bestimmen.

2. Die Methode der mittleren Abstufungen. Bei ihr misst man die Veränderungen der Unterschiedsempfindlichkeit mit der Reizstärke, indem man die Quotienten $\frac{r_1}{r_2}$, $\frac{r_2}{r_3}$, $\frac{r_3}{r_4}$, $\frac{r_4}{r_5}$ . . . der Reihe nach bestimmt. Dies geschieht, indem von drei auf einander folgenden Reizen r_1, r_2 und r_3 der untere und obere, r_1 und r_3, constant erhalten, der mittlere r_2 aber stetig abgestuft wird. Um die Punkte zu finden, wo r_2 ebenso weit von r_1 wie von r_3 entfernt zu sein scheint, kann man ein doppeltes Verfahren anwenden. Bei dem

ersten, dem Verfahren der stetigen Variationen des mittleren Reizes, geht man zunächst von einem der unteren Grenze näher liegenden Werthe des Reizes aus und lässt dann diesen zuerst bis zu einem Punkte r'_u zunehmen, welcher eben der Mitte entspricht, und dann darüber hinaus, um einen Punkt r'_o zu bestimmen, bei welchem eine obere Grenze dieser Mittenschätzung erreicht wird. Ebenso wird in umgekehrter Richtung verfahren, indem man, von einem r_3 näher liegenden Werthe ausgehend, zuerst einen oberen Grenzpunkt r''_o und dann einen unteren r''_u der Mittenschätzung bestimmt. Man erhält so schließlich r_2 als Mittel aus den vier Werthen r'_u, r''_u, r'_o und r''_o, wobei man sich je nach Umständen des arithmetischen oder geometrischen Mittels bedienen kann. Hiernach besteht dieses Verfahren in einer Verbindung der Methode der mittleren Abstufungen mit der Methode der Minimaländerung. Das zweite Verfahren lässt sich als das der unregelmäßigen Variationen des mittleren Reizes bezeichnen. Man lässt bei demselben bald in aufsteigender bald in absteigender Folge drei Reize r_1, r_v, r_2 einwirken, indem wieder r_1 und r_2 constant bleiben, r_v aber beliebig und sprungweise wechselt. Hierbei wird jedesmal r_v entweder als über oder als unter oder aber als in der Mitte gelegen aufgefasst. Bezeichnet man die Obenschätzungen mit o, die Untenschätzungen mit u und die Mittenschätzungen mit m, so lassen sich die letzteren auch als solche betrachten, bei denen sich die Neigungen über und unter der Mitte zu schätzen das Gleichgewicht halten. Auf diese Weise können alle Schätzungen auf die zwei Fälle $o' = o + \frac{m}{2}$ und $u' = u + \frac{m}{2}$ zurückgeführt werden. Die Empfindungsmitte zwischen den Reizen r_1 und r_2 wird dann bei demjenigen Reize r_m liegen, für welchen sich aus einer großen Zahl von Beobachtungen $o' = u' = 50$ proc. aller Fälle ergibt. Da im allgemeinen der wirkliche Werth von r_m zwischen irgend welchen zwei durch ein Intervall getrennten Werthen von r_v, die wir r_a und r_b nennen wollen, liegen wird, so lässt sich, vorausgesetzt dass dieses Intervall hinreichend klein ist, um innerhalb desselben die Curve der Empfindungsänderung als eine gerade Linie betrachten zu können, der Werth von r_m berechnen aus der Gleichung:

$$r_m = \frac{r_a(50 - u'_b) + r_b(u'_a - 50)}{u'_a - u'_b},$$

worin u'_a und u'_b die Werthe von u' für r_a und r_b bedeuten. Genauer noch lässt sich die Empfindungsmitte berechnen, wenn man die bei der Methode der richtigen und falschen Fälle (4) zu erörternden Fehlerprincipien anwendet. Es geht dann das Verfahren in eine Combination der Methode der mittleren Abstufungen mit der Methode der richtigen und falschen Fälle über. (Siehe unten.)

Bei beiden hier erwähnten Verfahrungsweisen ist, wenn die verglichenen Reize, wie es bei Lichtversuchen der Fall sein kann, gleichzeitig einwirken, die Raumlage, wenn die Reize successiv einwirken, wie bei Schallversuchen, die Zeitlage in der bei der vorigen Methode besprochenen Weise zu variiren, um durch Mittelziehung die aus der Raum- und Zeitlage entspringenden Fehler zu eliminiren. Um eine quantitative Bestimmung der Sicherheit der Beobachtungen zu gewinnen, sind überdies der mittlere variable Fehler des einzelnen Versuchs sowie die von der Raum- und Zeitlage abhängigen constanten Fehler in der bei der folgenden Methode (3) angeführten Weise zu berechnen[1]).

1) Lehmann, Phil. Studien III, S. 502. Angell, ebend. VII, S. 443 ff. Merkel, ebend. VII, S. 613 ff., VIII, S. 126 ff.

Mit der Methode der mittleren Abstufungen steht die von JUL. MERKEL angewandte Methode der doppelten Reize in nahem Zusammenhang. Man lässt bei derselben einen Reiz R einwirken und sucht denjenigen Reiz R_1 auf, welcher einer doppelt so starken Empfindung entspricht. Zur Auffindung dieses Reizes R_1 bedient man sich des Verfahrens der Minimaländerungen. Diese Methode unterscheidet sich jedoch darin von allen andern, dass sie neben der unmittelbaren Schätzung von Empfindungsintensitäten noch Associationen mit früheren bekannten Eindrücken zu Hülfe nimmt. Denn wir können selbstverständlich erst durch Erfahrung uns die Kenntniss solcher Empfindungen verschafft haben, die im Verhältniss von 1 : 2 zu einander stehen, und es ist wahrscheinlich, dass sich hierbei die Association bestimmter Empfindungsverhältnisse an diejenige der entsprechenden Reizverhältnisse geknüpft hat. Wir werden also z. B. zwei Druckempfindungen als im Verhältnisse 1 : 2 stehend auffassen, wenn wir aus Erfahrung wissen, dass die erste durch ein Gewicht 1, die zweite durch ein Gewicht 2 erzeugt wird. Solche Associationen werden dann aber allerdings wohl von gegebenen Empfindungsstärken auf andere des nämlichen Sinnesgebiets übertragen werden können. Fassen wir also, durch directe Association der Empfindungen E_1 und E_2 mit den Reizen R_1 und R_2, entsprechend dem bekannten Verhältnisse $R_1 : R_2 = 1 : 2$ auch das Verhältniss $E_1 : E_2 = 1 : 2$ auf, so werden wir dann zwei andere Empfindungen E' und E'', bei denen die entsprechenden Reize uns unbekannt sind, in das nämliche Verhältniss bringen können, indem wir $E' : E''$ unmittelbar als entsprechend $E_1 : E_2$ auffassen. Hiernach steht diese Methode unter so verwickelten psychologischen Bedingungen, dass sie bei der Untersuchung der Empfindungsintensität jedenfalls nur mit Vorsicht verwendet werden kann. Auch wird es vielen Beobachtern nicht möglich, überhaupt ein sicheres Urtheil über doppelte Empfindungen abzugeben[1]).

3. Die Methode der mittleren Fehler. Sucht man einem gegebenen Reize r einen anderen r' gleich zu machen, so wird im allgemeinen r' größer oder kleiner als r sein und demnach der begangene Fehler $F = r' - r$ einen positiven oder negativen Werth haben. Aus m in gleicher Zeit- und Raumlage angestellten Versuchen erhält man als arithmetisches Mittel der einzelnen F (ohne Rücksicht auf deren Vorzeichen) den rohen mittleren Fehler F_m. Hieraus erhält man dann, wenn die Fehler der einzelnen Versuche mit F_1, F_2, F_3 bezeichnet werden, die einzelnen reinen variabeln Fehler $f_1 = F_m - F_1$, $f_2 = F_m - F_2$, $f_3 = F_m - F_3 \ldots$ und als Mittel derselben den variabeln mittleren Fehler f_m, dessen Werth der Unterschiedsempfindlichkeit reciprok ist. Das algebraische (mit Rücksicht auf das Vorzeichen gezogene) Mittel der einzelnen Differenzen $r' - r = \pm F$ ergibt ferner, da in diesem Fall durch die Mittelziehung der variable Fehler eliminirt wird, den constanten mittleren Fehler C_m. Dieser zerfällt im allgemeinen wieder in zwei Bestandtheile, in einen scheinbaren constanten Fehler C_s, welcher von der Raum- und Zeitlage herrührt und daher durch die angemessene Combination von Versuchen verschiedener Raum- und Zeitlage eliminirt werden kann, und in den wahren oder eigentlichen constanten Fehler C, welcher nach Beseitigung des vorigen als Differenz $C_m - C_s = C$ zurückbleibt[2]). Dieser eigentliche constante

---

1) MERKEL, Phil. Stud. IV, S. 545, V, S. 515 ff.

2) Rücksichtlich einiger Modificationen und mathematischer Hülfsoperationen des

Fehler C gibt an, um wie viel, je nach seinem positiven oder negativen Vorzeichen, der gegebene Reiz r überschätzt oder unterschätzt worden ist. Er entspricht also der bei der Methode der Minimaländerungen gewonnenen Schätzungsdifferenz Δ, doch muss er wegen der verschiedenen Bedingungen des Versuchs kleiner als Δ sein. Für die Aufsuchung des dem Reize r gleich erscheinenden Reizes r' kann man hierbei zwei Verfahrungsweisen anwenden: ein unmittelbares und ein mittelbares. Bei dem unmittelbaren Verfahren wird der Vergleichsreiz r' so lange stetig hin und her verschoben, bis man den Punkt vollkommenster scheinbarer Gleichheit mit r gefunden hat. Bei dem mittelbaren Verfahren geht man zuerst von einem Punkt $r' < r$ aus und vergrößert r' stetig, bis es $= r$ erscheint, dann geht man in einem zweiten Versuch von einem Punkte $r' > r$ aus und verkleinert es nun bis zu $r' = r$. Hierdurch gewinnt man zwei Werthe des variabeln mittleren Fehlers: fm' und fm''. Beide werden in einer gleichen un dhinreichend großen Zahl von Versuchen getrennt bestimmt und daraus das Mittel $fm = \sqrt{fm' . fm''}$ berechnet, welcher Gleichung, falls fm' und fm'' wenig verschieden sind, das arithmetische Mittel $fm = \frac{fm' + fm''}{2}$ substituirt werden kann. Ebenso müssen scheinbare und eigentliche constante Fehler zunächst für jede Abstufungsrichtung besonders bestimmt und dann aus ihnen das Mittel genommen werden[1]). Unbedingtes Erforderniss ist hierbei stets, dass die Versuche in sehr großer Zahl und dass sie für jede in Vergleich zu ziehende Versuchsgruppe in gleich großer Zahl ausgeführt werden, da der mittlere und der wahrscheinliche Fehler wF, dessen Bestimmung in der S. 343 angegebenen Weise erfolgt, von der Anzahl der Beobachtungen abhängig sind. Die Bestimmung des constanten Fehlers C ist überdies nur dann möglich, wenn wF wesentlich kleiner als C ist.

Zur Anwendung des unmittelbaren Verfahrens bei der Methode der mittleren Fehler sind zwei Bedingungen erforderlich: 1) es muss eine stetige, keine bloß sprungweise Abstufung der Reize möglich sein, und 2) es muss eine Selbsteinstellung des Vergleichsreizes von Seiten des Beobachters stattfinden können. Beide Bedingungen treffen am besten zu beim Gesichtssinn, und zwar nicht nur bei Intensitäts- und Qualitätsuntersuchungen, sondern insbesondere auch bei Versuchen über das räumliche Augenmaß. (Vgl. Cap. XIII, 3.) Ebenso ist die erste jener Bedingungen vollständig, die zweite wenigstens in einem gewissen Grade erfüllt bei Zeitsinnversuchen, wenn man die letzteren so ausführt, dass eine erste Zeitstrecke gegeben ist und eine zweite von dem Beobachter durch willkürliche Begrenzung ihr gleich gemacht wird; immerhin ist hierbei die nachträgliche Correctur eines unmittelbar wahrgenommenen und also nicht unter die variabeln Fehler der Methode zu rechnenden Beobachtungsfehlers nicht möglich, wie bei den Augenmaßversuchen. Solche unmittelbar als

---

Verfahrens vgl. FECHNER, Revision S. 104, und POGGEND. Ann. Jubelband S. 66 sowie JUL. MERKEL, Phil. Stud. IX, Heft 1.

1) Stellt man, wie es MÜNSTERBERG (Beiträge zur exp. Psychol. II, S. 156) und HIGIER (Phil. Stud. VII, S. 236) gethan haben, die Versuche so an, dass die Abstufungen in jedem einzelnen Versuch zuerst von $r' < r$ an und dann von $r' > r$ an oder umgekehrt bis zum Gleichheitspunkt vorgenommen werden, um daraus sofort das Mittel zu ziehen, so geht die Methode einfach in die der Minimaländerungen über unter Einschränkung derselben auf die Bestimmung des Gleichheitspunktes.

Fehlversuche constatirte Beobachtungen müssen daher, wenn die Methode brauchbar bleiben soll, bei der Berechnung außer Betracht bleiben. (Vgl. Cap. XVI, 5.) In allen andern Fällen ist nur das mittelbare Verfahren anwendbar. Auch für dieses muss aber die Bedingung erfüllt sein, dass die Abstufung der Reize stetig oder mindestens in kleinen Stufen vorgenommen werden könne. Dies trifft nun im allgemeinen für die nämlichen Gebiete zu, für die auch eine Selbsteinstellung des Vergleichsreizes ausführbar ist. Welches der beiden möglichen Verfahren, das unmittelbare oder das mittelbare, hier vorzuziehen sei, bedarf aber noch der experimentellen Prüfung.

4. Die Methode der richtigen und falschen Fälle. Wenn man zwei Reize i und i_1, deren Unterschied klein genug ist, dass sie mit einander verwechselt werden können, auf ein Sinnesorgan, je nach den Functionsbedingungen desselben entweder simultan oder successiv, einwirken lässt, so wird im einzelnen Fall entweder 1) $i_1 > i$ oder 2) $i > i_1$ oder 3) $i_1 = i$ geschätzt werden können. Ist nun in Wirklichkeit $i_1 > i$, so wird der Fall 1 als ein richtiger (r), 2 als ein falscher (f) und 3 als ein Gleichheitsfall (g) oder auch als ein zweifelhafter (z) bezeichnet[1]. Da die Methode auch dann angewandt werden kann, wenn $i_1 = i$ ist, so würde man angemessener das Urtheil $i_1 > i$ als einen positiven, $i > i_1$ als einen negativen und $i_1 = i$ als einen Gleichheits- oder Nullfall bezeichnen können. Behalten wir aber die einmal eingeführten Bezeichnungen bei, so dürfen dieselben nicht mit den logischen Begriffen des richtigen, falschen und zweifelhaften verwechselt werden. Vielmehr sind jene Bezeichnungen der Urtheile vollkommen analog den Gegensätzen des Positiven und Negativen in der Anwendung auf entgegengesetzte Raumstrecken oder andere reale Gegensätze zu denken. Um aus der Vertheilung der Fälle r, f, g Schlüsse ziehen zu können, muss unter allen Umständen die Zahl der Beobachtungen eine sehr große sein.

Für die rechnerische Behandlung der so gewonnenen Zahlen r, f und g hat zunächst Fechner folgende Grundsätze aufgestellt. Hat man bei den Reizen i und i_1, deren Unterschied D nur sehr klein sein darf, eine große Zahl von Fällen r, f und g gewonnen, so werden die Fälle g zwischen r und f halbirt, indem man annimmt, dass bei ihnen die Wahrscheinlichkeit der beiden Urtheile $i_1 > i$ und $i > i_1$ gleich groß sei. Man hat also dann der weiteren Verwerthung nur noch richtige Fälle $r' = r + \frac{g}{2}$ und falsche Fälle $f' = f + \frac{g}{2}$ zu Grunde zu legen. Geht man von dem Fall objectiver Gleichheit der beiden Reize, $i_1 = i$, aus, so ist hier offenbar an sich die Wahrscheinlichkeit für das Urtheil $i_1 > i$ ebenso groß wie die für das Urtheil $i > i_1$. Man wird also aus einer

1) Der Ausdruck »zweifelhafte Fälle« (z), den Fechner für alle zwischen $i_1 > i$ und $i > i_1$ gelegenen Schätzungen einführte, ist, wie zuerst F. Boas (Pflüger's Archiv XXVI, S. 494) bemerkte, nicht zutreffend, weil bei den in Rede stehenden Fällen in der Regel das Urtheil nicht zweifelhaft ist, sondern mit voller Sicherheit auf gleich lautet. Allerdings kommen auch gelegentlich Fälle wirklichen Zweifels vor, wo dann das Urtheil zwischen den drei Fällen $i_1 > i$, $i > i_1$ und $i_1 = i$ schwankt. Da aber diese Fälle, die offenbar den Gleichheitsfällen nicht gleichwerthig sind, von Anfang an selten auftreten und mit der zunehmenden Uebung ganz verschwinden, so kann die besondere Behandlung derselben dahingestellt bleiben. Wo sie vorkommen, können sie zu den Gleichheitsfällen gezählt werden. Vgl. hierzu Jul. Merkel, Phil. Stud. IV, S. 126 ff.

großen Zahl n von Versuchen $r' = f' = \frac{1}{2} n$ erhalten. Lässt man dagegen $i_1 > i$ werden, so wird die Anzahl der Fälle r' zu- und die der Fälle f' abnehmen, bis schließlich nach Ueberschreitung der Unterschiedsschwelle $r' = n$ wird. Der Reizunterschied $i_1 - i = D$ wird demnach von vornherein so zu wählen sein, dass das Intervall zwischen $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ und $\frac{r'}{n} = 1$ eingehalten wird. In diesem Intervall wird für jeden Werth von D $\frac{r'}{n}$ um dieselbe Größe C zu nehmen, um welche $\frac{f'}{n}$ abnimmt, so dass allgemein die Beziehungen gelten:

$$\frac{r'}{n} = \frac{1}{2} + C, \quad \frac{f'}{n} = \frac{1}{2} - C.$$

Hierin ist $C = 0$, sobald $D = 0$ wird, und es erreicht seinen Maximalwerth $\frac{1}{2}$, sobald $D > S$ wird, wenn wir unter S die Unterschiedsschwelle verstehen. Zwischen diesen beiden Grenzen kann vorausgesetzt werden, dass C nach demselben Gesetze von D abhängig sei, nach welchem gemäß der Wahrscheinlichkeitstheorie die relative Möglichkeit eines Beobachtungsfehlers mit dessen Größe sich ändert. Dieser Voraussetzung entspricht die GAUSS'sche Formel

$$C = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{hD = t} e^{-t^2} dt,$$

in welcher e die Basis der natürlichen Logarithmen und h das GAUSS'sche Präcisionsmaß bedeutet. Nimmt man nun an, dass das letztere der Unterschiedsempfindlichkeit proportional sei, so lassen sich, sobald nur die zu einem gegebenen Verhältniss $\frac{r'}{n}$ gehörigen Werthe von t bekannt sind, die Quotienten $\frac{t}{D} = h$ als Maße der Unterschiedsempfindlichkeit betrachten. Statt also, wie oben (S. 340) angegeben, denjenigen Werth D als reciprokes Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu benutzen, welchem ein constantes Verhältniss $\frac{r}{n}$ entspricht, kann man mit Hülfe der gedachten Annahme ein beliebiges zwischen 0 und S gelegenes D benutzen und dann das demselben entsprechende Präcisionsmaß h als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit verwenden. Zu diesem Behuf bedient man sich der zu den praktischen Zwecken der Fehlerausgleichung berechneten Tabellen zusammengehöriger Werthe von C und t oder einfacher der hieraus von FECHNER berechneten zusammengehörigen Werthe von $\frac{r}{n}$ und t, welche in der folgenden Tabelle wiedergegeben sind [1]). Mittelst dieser

1) Elemente I, S. 108. Revision S. 66. (Zusatztabellen.) Bei Benutzung der oben geschilderten FECHNER'schen Rechnungsmethode ist an Stelle von r in der folgenden Fundamentaltabelle unmittelbar der reducirte Werth r' anzuwenden.

Fundamental-Tabelle der Methode der richtigen und falschen Fälle.

$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.	$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.	$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.
0,50	0,0000	177	0,71	0,3913	208	0,91	0,9481	455
0,51	0,0177	178	0,72	0,4121	212	0,92	0,9936	500
0,52	0,0855	177	0,73	0,4333	216	0,93	1,0436	558
0,53	0,0532	178	0,74	0,4549	220	0,94	1,0994	637
0,54	0,0710	180	0,75	0,4769	225	0,95	1,1631	748
0,55	0,0890	178	0,76	0,4994	230	0,96	1,2379	918
0,56	0,1068	179	0,77	0,5224	236	0,97	1,3297	1225
0,57	0,1247	181	0,78	0,5460	242	0,98	1,4522	1928
0,58	0,1428	181	0,79	0,5702	249	0,99	1,6450	∞
0,59	0,1609	182	0,80	0,5951	257	1,00	∞	
0,60	0,1791	184	0,81	0,6208	265			
0,61	0,1975	185	0,82	0,6473	274			
0,62	0,2160	187	0,83	0,6747	285			
0,63	0,2347	188	0,84	0,7032	297			
0,64	0,2535	190	0,85	0,7329	310			
0,65	0,2725	192	0,86	0,7639	326			
0,66	0,2917	194	0,87	0,7965	343			
0,67	0,3111	196	0,88	0,8308	365			
0,68	0,3307	199	0,89	0,8673	389			
0,69	0,3506	202	0,90	0,9062	419			
0,70	0,3708	205						

Tabelle gewinnt man aus der Gleichung $h = \frac{t}{D}$ das Präcisionsmaß h, welches der Unterschiedsempfindlichkeit direct proportional gesetzt werden kann. Einen der Unterschiedsschwelle analogen Werth haben G. E. Müller und, ihm folgend, Fechner durch die Betrachtung der Gleichheits- oder g-Fälle zu gewinnen gesucht. Diese Fälle lassen sich nämlich betrachten als einem Gebiete der Empfindungen angehörig, das zwischen $i_1 > i$ und $i_1 < i$ mitten inne liegt. Nennen wir dies ganze Gebiet T, so wird ein bestimmter Punkt inmitten desselben als derjenige anzunehmen sein, welchem die aus der Vertheilung der r, f und g hervorgehende ideale Gleichheit der Empfindungen i_1 und i entspricht. Bezeichnen wir den über diesem Gleichheitspunkte liegenden Theil von T mit S_I, den darunter liegenden mit S_{II}, so entspricht der Strecke S_I eine Abnahme von D um einen der Größe S_I äquivalenten Werth, ebenso der Strecke S_{II} eine dieser entsprechende Zunahme von D. Im ersten Falle wird aber gleichzeitig $\frac{r'}{n}$ um $\frac{g}{2}$ abnehmen, im zweiten wird es um $\frac{g}{2}$ zunehmen. Man erhält also für die Beziehung der gedachten Größen $D - S_I$ und $D + S_{II}$ zu den r- und g-Fällen die Gleichungen:

$$1)\quad \frac{r' - \frac{g}{2}}{n} = \frac{r}{n} = \frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{h(D - S_I) = t_I} e^{-t^2}\, dt$$

$$2)\ \frac{r'+\frac{g}{2}}{n} = \frac{r+g}{n} = \frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{\pi}}\int_0^{h(D+S_{II})=t_{II}} e^{-t^2}\,dt$$

Aus den Beziehungen $t = hD$, $t_I = h(D - S_I)$, $t_{II} = h(D + S_{II})$ ergibt sich:

$$3)\ S_I = \frac{t-t_I}{t}\,.\,D\,, \quad S_{II} = \frac{t_{II}-t}{t}\,.\,D\,, \quad T = \frac{t_{II}-t_I}{t}\,.\,D\,.$$

Die Werthe S_I und S_{II} werden von FECHNER als Partialschwellen, T als Totalschwelle definirt. Sie lassen sich berechnen, wenn man die Quotienten $\frac{r'}{n}$, $\frac{r}{n}$ und $\frac{r+g}{n}$ bestimmt, in der Fundamentaltabelle die ihnen entsprechenden t-Werthe aufsucht, welche dann mit t, t_I und t_{II} zu bezeichnen und in die Formeln 3 einzusetzen sind. Unter den so gewonnenen Werthen würden die Partialschwellen S_I und S_{II} der gewöhnlichen, nach der Methode der Minimaländerungen erhaltenen Unterschiedsschwelle in ihrer Bestimmungsweise am nächsten verwandt, wenn auch wegen der abweichenden Bedingungen der Methode keineswegs mit ihr identisch zu setzen sein. Diese Schwellenbestimmung mittelst der Methode der r- und f-Fälle begegnet jedoch aus experimentellen Gründen Bedenken, die eine Benutzung derselben nicht räthlich erscheinen lassen. Die Erfahrung zeigt nämlich, dass die Zahl der g-Fälle, je nachdem das bei der Methode angewandte Verfahren ein wissentliches oder ein unwissentliches ist, sehr bedeutende Unterschiede und Schwankungen darbietet. Wissentlich nennt man aber das Verfahren, wenn der Beobachter, der die Empfindungsurtheile abzugeben hat, in jedem einzelnen Fall weiß, welcher der beiden Reize der stärkere, und welcher der schwächere sei; unwissentlich nennt man es, wenn ihm beides unbekannt bleibt. Zum wissentlichen Verfahren ist man im allgemeinen gezwungen, wenn der Beobachter selbst experimentirt, d. h. die Reize einwirken lässt; das unwissentliche kann man anwenden, wenn Beobachter und Experimentator verschiedene Personen sind. Nun stellte BRUNO KÄMPFE[1]) bei der experimentellen Prüfung der Methode fest, dass die g-Fälle nur bei dem wissentlichen Verfahren die zur Schwellenbestimmung erforderliche constante Vertheilung darbieten, während sie sich bei dem unwissentlichen Verfahren ganz unregelmäßig verhalten. Da aber das unwissentliche Verfahren an und für sich wegen der Vorurtheilslosigkeit des Beobachters vorzuziehen ist, und da sich auch in der viel größeren Constanz des Präcisionsmaßes dieser Vorzug verräth, so ist damit der Werth dieser einseitig auf die g-Fälle gegründeten Schwellenbestimmung überhaupt in Frage gestellt. Augenscheinlich sind die zur Bestimmung der Werthe S_I und S_{II} benutzten g-Fälle nicht bloß von der Unterschiedsempfindlichkeit, sondern außerdem von andern je nach der Methode wechselnden Bedingungen des Bewusstseins, wie der Kenntniss der wirklichen Reizverhältnisse, dem Zustand der Erwartung u. a., abhängig, so dass jene Werthe zwar in gewissen Fällen den eigentlichen Schwellenwerthen parallel gehen, niemals aber ihnen entsprechen werden. Auch spricht gegen diese Art der Schwellenbestimmung schon der Umstand, dass bei ihr durchweg Größen gefunden werden, die von den mittelst der Methode der Minimalände-

1) Phil. Stud. VIII, S. 511 ff.

rungen direct gefundenen Schwellenwerthen sehr erheblich abweichen. Es liegt eben in dem Charakter dieser beiden Methoden, dass, wie bei der einen die Unterschiedsschwelle, so bei der andern das Präcisionsmaß als das für die Empfindungsmessung zu verwerthende Hülfsmittel sich darbietet. Die Bedenken, die in dieser Beziehung früher von G. E. MÜLLER[1]) gegen die Verwendung des Präcisionsmaßes geltend gemacht wurden, haben sich experimentell nicht bestätigt.

Wohl aber lassen sich gegen die der Betrachtungsweise FECHNER's zu Grunde liegende Behandlung der Gleichheitsfälle gerechte Bedenken erheben. Die gleiche Vertheilung derselben unter r und f wird nur so lange für zulässig gelten können, als der Reizunterschied D nur sehr wenig von null verschieden ist. Diese Bedingung ist aber im allgemeinen nicht erfüllt. Um zu einer richtigeren Verwerthung der g-Fälle zu gelangen, schlug daher G. E. MÜLLER vor, sie nicht gleichmäßig zwischen r und f zu halbiren. Vielmehr denkt er sich dieselben um den vorhin definirten Gleichheitspunkt inmitten der Strecke T gleichmäßig auf beiden Seiten vertheilt. Unter dieser Voraussetzung ist $S_I = S_{II} = \frac{T}{2}$, welchen Werth MÜLLER mit S bezeichnet und als die Unterschiedsschwelle betrachtet. Drückt man S direct in t_I und t_{II} aus, so erhält man dann die Gleichung

$$4)\quad S = \frac{t_{II} - t_I}{t_I + t_{II}}\, D.$$

Die Auffassung MÜLLER's führt demnach zu einer gesonderten Behandlung der Fälle r, f und g, und sie führt zu Formeln für $\frac{r}{n}$, $\frac{f}{n}$ und $\frac{g}{n}$, welche an Stelle des Productes hD in der GAUSS'schen Formel (S. 349) sogleich die Producte $h\,(D - S)$ und $h\,(D + S)$ enthalten, analog den obigen Formeln 1 und 2. MÜLLER selbst hat übrigens von der in dieser Ableitung enthaltenen veränderten Auffassung des Gebiets der g-Fälle nur Gebrauch gemacht, um der Verwendung des Präcisionsmaßes h als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu entgehen und statt dessen direct die der Unterschiedsschwelle analoge Größe S zu benutzen[2]).

Erst JUL. MERKEL suchte die verbesserte Vertheilung der Gleichheitsfälle zu verwerthen, um vor allem eine richtigere Bestimmung des Präcisionsmaßes selbst, das er als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit festhält, zu gewinnen. Auch bei ihm besteht die Vertheilung darin, dass nicht die Summe der g-Fälle, sondern das aus dem GAUSS'schen Gesetz sich ergebende Gebiet, in welchem jene vorkommen, halbirt wird, worauf dann die der Hälfte dieses Gebietes entsprechenden g-Fälle den richtigen Fällen zuzurechnen sind. Diese Vertheilung fällt mit der FECHNER'schen nur dann vollkommen zusammen, wenn $D = 0$ ist, weil nur dann die Wahrscheinlichkeit, dass ein Gleichheitsurtheil richtig oder falsch sei, gleich groß ist. Ist dagegen D nicht $= 0$, so wächst damit auch die Wahrscheinlichkeit, dass ein Fall g einem richtigen Fall näher als einem falschen liege. Demgemäß benutzt MERKEL die oben ange-

---

1) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 33 ff.

2) G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 36 ff. PFLÜGER's Archiv XIX, S. 191. Hierzu FECHNER, Revision, S. 84 ff.

gebenen FECHNER'schen Umformungen 1) und 2) des GAUSS'schen Integrals für $\frac{r}{n}$ und $\frac{r+g}{n}$, sucht in der Fundamentaltabelle (S. 350) zuerst den Werth t_I für $\frac{r}{n}$, dann t_{II} für $\frac{r+g}{n}$ und nimmt aus beiden Werthen das arithmetische Mittel. Sucht man zu dem so erhaltenen Werthe $\frac{t_I + t_{II}}{2}$ das zugehörige Verhältniss $\frac{r'}{n}$ auf, so ist $n\left(\frac{r'}{n} - \frac{r}{n}\right) = r' - r = g'$ d. h. gleich der Anzahl der Gleichheitsfälle, die zu den richtigen hinzugezählt werden müssen. Die aus den Formeln 1), 2) und 4) zu berechnende mittlere Schwelle S, welche von MÜLLER als Unterschiedsschwelle betrachtet worden ist, erklärt MERKEL für hierzu ungeeignet, weil sich der Werth derselben mit D verändert. Hiermit stimmen auch die Ergebnisse von KÄMPFE überein, der die relative Zahl der g-Fälle überhaupt so veränderlich fand, dass an eine andere Verwerthung derselben als an eine solche durch passende Vertheilung auf die r- und f-Fälle nicht zu denken ist. Um die obere und untere Schwelle S_0 und S_u zu bestimmen, geht daher MERKEL auf die Vertheilung der positiven und negativen Fehler zurück. Wird das Intervall der ersteren mit C, das der letzteren mit c bezeichnet, so ist dann für eine Reizstärke i:

$$5)\quad S_0 = i\,\frac{S}{i - c}\,,\qquad S_u = i\,\frac{S}{i + C + D}$$

oder näherungsweise:

$$5\text{a})\quad S_0 = \frac{2\,i\,S}{2i + D - S}\,,\qquad S_u = \frac{2\,i\,S}{2i + D + S}\,.$$

Die mittlere Schwelle S (in Gleichung 4) kann hiernach nur indirect zur Prüfung der Unterschiedsempfindlichkeit dienen, indem man sie nämlich in die Ausdrücke 5) oder 5a) für die obere und untere Schwelle einführt. Auch gegen diese Schwellenbestimmung gelten jedoch die oben hervorgehobenen Bedenken, da auch sie von den g-Fällen abhängig ist. Es bleibt somit nur das Präcisionsmaß h in der ihm schon von FECHNER zugeschriebenen Bedeutung einer Größe, die der absoluten Unterschiedsempfindlichkeit proportional ist. Doch muss es, um die richtige Vertheilung der g-Fälle zur Geltung zu bringen, nicht aus $\frac{t}{D}$, sondern nach MERKEL's Vorgang aus der Gleichung $h = \frac{t_I + t_{II}}{2\,D}$ berechnet werden. Für den besonderen Fall einer **Constanz** der relativen Unterschiedsempfindlichkeit muss dann schließlich die Bedingung erfüllt sein:

$$6)\quad h\sqrt{2i\,(i \pm D) + D^2} = \text{const.},$$

welche, wenn $D = 0$ oder im Verhältniss zu i sehr klein ist, übergeht in

$$6\text{a})\quad h\,.\,i = \text{const.}$$

Ihr tritt unter der Voraussetzung, dass die regelmäßige Vertheilung der g-Fälle zur Bestimmung der Werthe S_0 und S_u sich eignet, noch die andere

$$7)\quad \frac{S_0 + i}{i} = \frac{i}{i - S_u} = \text{const.}$$

zur Seite. Diese Gleichungen entsprechen den bei der Methode der Minimaländerungen für den gleichen Fall abgeleiteten Bedingungen $\frac{\Delta}{r} = \text{const.}$ und $\frac{r_o}{r} = \frac{r}{r_u} = \text{const.}$[1]).

Auch die Methode der richtigen und falschen Fälle fordert eine sorgfältige Elimination der von der Zeit- und eventuell auch von der Raumlage abhängigen constanten Fehler, indem man die Versuche bei allen möglichen Zeit- und Raumlagen anstellt und aus den sämmtlichen so gewonnenen Ergebnissen das Mittel zieht. Führt man z. B. die Versuche bei einer aufsteigenden Reihenfolge i_1, i_2, i_3 . . . . . der Reize aus, so entsteht ein Zeitfehler, der durch eine gleiche Anzahl unter sonst gleichen Bedingungen in der umgekehrten Reihenfolge ausgeführter Versuche . . . . . i_3, i_2, i_1 compensirt werden kann. Lässt man ferner von den verglichenen Reizen i und i_1 den ersten i auf eine Stelle a, den zweiten i_1 auf eine Stelle b eines Sinnesorgans, z. B. der Haut, einwirken, so entsteht ein Fehler der Raumlage, der durch Versuche mit der entgegengesetzten Raumlage ib und $i_1 a$ zu eliminiren ist. Kommen verschiedene Zeit- und Raumlagen neben einander vor, so müssen alle möglichen Combinationen derselben in verschiedenen Versuchsreihen durchgeführt und für jede vermittelst der Fundamentaltabelle der Werth t bestimmt werden. Erhält man z. B. für 4 Combinationen die Werthe t_1, t_2, t_3, t_4, so ergibt sich das Präcisionsmaß aus der Gleichung

$$\frac{t_1 + t_2 + t_3 + t_4}{4} = hD^2).$$

Als eine Modification der Methode der richtigen und falschen Fälle ist die von MERKEL eingeführte Methode der Gleichheits- und Ungleichheitsfälle zu betrachten. Dieselbe besteht in folgendem Verfahren: Nachdem mittelst der Methode der Minimaländerungen zwei eben merklich verschiedene Reizstärken i und i_1 gefunden sind, lässt man dieselben in einer großen Zahl von Versuchen in unregelmäßig wechselnder Reihenfolge einwirken und entscheidet in jedem einzelnen Fall, ob die Reize gleich oder ungleich erscheinen. Auf die so gewonnenen Ungleichheitsfälle (u) und Gleichheitsfälle (g) lassen sich dann die nämlichen Betrachtungsweisen anwenden wie auf die r-, f- und g-Fälle der obigen Methode, indem die u als entsprechend den r-Fällen, die g- als entsprechend den f- und g-Fällen derselben betrachtet werden. Für den Eben-

1) Um den Schwierigkeiten der Vertheilung der g Fälle zu entgehen, hat JASTROW (American Journal of Psychology I p. 271 ff.) vorgeschlagen, diese Fälle überhaupt auszuschließen, indem der Versuchsperson aufgegeben wird, unter allen Umständen einen der beiden verglichenen Reize größer zu schätzen. Dieses Verfahren unterwirft aber das Urtheil einem Zwang, der die Gleichmäßigkeit der Beobachtungen in unberechenbarer Weise stören muss. (Vgl. MERKEL, Phil. Stud. VI, S. 586.) Da übrigens diejenigen Urtheile, die auf Gleichheit lauten würden, erst in einer unendlich großen Anzahl von Fällen auf r und f sich annähernd gleichmäßig vertheilen können, so würde im günstigsten Fall erst durch eine große Häufung von Versuchen ein der FECHNER'schen Vertheilung annähernd gleichkommendes Resultat zu erzielen sein. Doch erklärt sich wohl hieraus, dass bei den zahlreichen Versuchen HIGIER's über das Augenmaß, die nach diesem Verfahren ausgeführt sind (Phil. Stud. VII, S. 232 ff., vgl. auch KRAEPELIN, ebend. VI, S. 493 ff.), erhebliche Abweichungen von den nach der FECHNER'schen Methode ausgeführten Versuchen nicht hervorzutreten scheinen.

2) FECHNER, Revision S. 130 ff. Ueber die Berechnung der Größe der constanten Fehler vgl. MERKEL, Phil. Stud. VII, S. 603 ff.

merklichkeitspunkt besteht dann die Bedingung $u = g = \frac{n}{2}$. Hiernach geht diese Methode unmittelbar aus der obigen hervor, wenn der Reizunterschied D so groß wird, dass die f-Fälle verschwinden. Sobald aber falsche Ungleichheitsfälle in erheblicher Zahl auftreten, wird sie unanwendbar oder führt von selbst in die Methode der r- und f-Fälle über[1]). Von der letzteren unterscheidet sie sich dadurch, dass sie eine exacte Bestimmung des Ebenmerklichkeitspunktes zulässt, während die bei jener ermittelte Schwelle dagegen eine solche des Gleichheitspunktes, d. h. desjenigen Punktes, bei welchem der Unterschied nicht mehr merklich ist, ergibt. Demgemäß ergänzen sich beide Methoden in dem Sinne, dass die Schwelle der u- und g-Methode dem entfernteren Punkte ($r' > r$ oder $r' < r$) der Minimaländerungen (S. 342), die Schwelle der r- und f-Methode dagegen dem näheren Punkte ($r' = r$) derselben annähernd entsprechen wird. Eine Identität dieser Werthe ist jedoch wegen der Verschiedenheit des Verfahrens in beiden Fällen nicht zu erwarten, auch unterliegt die Möglichkeit der Schwellenbestimmung hier stets den oben (S. 351) angeführten Bedingungen in Bezug auf die Zahl und Vertheilung der g-Fälle. Für die Bestimmung und Verwerthung des Präcisionsmaßes h gelten in beiden Fällen die nämlichen Regeln.

Schließlich lässt sich noch, wie Merkel gezeigt hat, das Gauss'sche Fehlergesetz auf die Methode der mittleren Abstufungen anwenden, wodurch eine Combination derselben mit der Methode der r- und f-Fälle entsteht. Sind nämlich R_o und R_u die zwei in einem bestimmten Abstand befindlichen Reize, zwischen denen ein als die Empfindungsmitte erscheinender Reiz R_m gesucht wird, und bezeichnet man die bei einem willkürlich zwischen R_u und R_o gewählten Reiz $R_o + D_1$ eintretenden Schätzungen mit u, o und g, wobei u eine Schätzung unter der Mitte, o eine solche über derselben und g eine Mittenschätzung bezeichnet, so werden die Fälle g genau so wie die g bei der r- und f-Methode zu betrachten sein, während, wenn z. B. $R_u + D_1$ unter der Mitte ist, die u- analog den r-, die o- analog den f-Fällen behandelt werden können. Damit wird die Gauss'sche Formel und die ihr entsprechende Fundamentaltabelle auf dieselben anwendbar. Man hat dabei nur nöthig, bei zwei Reizunterschieden $R_u + D_1$ und $R_u + D_2$ Versuche auszuführen, zu den in jeder Versuchsreihe gewonnenen $\frac{u}{n}$ und $\frac{u+g}{n}$ das zugehörige t in der Fundamentaltabelle aufzusuchen und daraus das Mittel zu nehmen. Bezeichnen wir dieses Mittel für den Reizunterschied D_1 mit t_1, für D_2 mit t_2, so ist dann, falls das Präcisionsmaß h in beiden Reihen annähernd constant geblieben ist,

$$R_m = R_u + \frac{t_2 D_1 - t_1 D_2}{t_2 - t_1}.$$

Die Anwendung dieses Verfahrens bietet den großen Vortheil dar, dass sie streng genommen schon bei der Anwendung von nur zwei Reizunterschieden D_1 und D_2 die Auffindung des der Empfindungsmitte entsprechenden Reizes gestattet, wodurch sie zugleich wegen der größeren Zahl auf diese Reizunterschiede fallender Einzelversuche eine vollkommenere Fehlerelimination möglich macht. Immerhin ist, da bei der Anwendung nur weniger Intervalle leicht eine

1) Merkel, Phil. Stud. IV, S. 258, VII, S. 606 ff.

Gewöhnung an dieselben und durch diese eine Festsetzung des Urtheils eintreten kann, die Anwendung zahlreicher *D* und demnach die Combination mit dem Verfahren der unregelmäßigen Variation des mittleren Reizes räthlich[1]).

Unter den hier erörterten vier Fundamentalmethoden stehen zunächst die der Minimaländerungen und die der richtigen und falschen Fälle überall da, wo es sich um die Vergleichung sehr kleiner Reizunterschiede handelt, einander ergänzend zur Seite. Die erste dieser Methoden führt schon bei einer verhältnissmäßig kleineren Zahl von Versuchen zu Ergebnissen, und die durch sie gewonnene Unterschiedsschwelle ist für die Wahl der Reizunterschiede *D*, die bei der Methode der *r*- und *f*-Fälle benutzt werden, maßgebend, da die Werthe von *D* im allgemeinen zwischen 0 und der Unterschiedsschwelle liegen müssen oder doch die letztere nur minimal überschreiten dürfen. Die *r*- und *f*-Methode ermöglicht eine vollständigere Fehlerelimination und eine exactere Bestimmung der durch die Zeit- und Raumlage oder durch andere Nebeneinflüsse bedingten constanten Fehler. Die Methode der mittleren Fehler leidet dagegen an dem Nachtheil, dass sie, da bei ihr gefordert ist, einen veränderlichen Reiz einem andern scheinbar gleich zu machen, in der Regel eine allmähliche Aufsuchung der geeigneten Reizstärke voraussetzt, wodurch sie in der Ausführung von der Methode der Minimaländerungen wenig verschieden ist und mit dieser den Uebelstand theilt, dass jeder einzelne Versuch eine Vielheit von Reizvergleichungen fordert, die einander wechselseitig beeinflussen können[2]). Die Methode der mittleren Abstufungen endlich bildet eine sehr wichtige Ergänzung der übrigen Methoden, weil bei ihr allein eine einwurfsfreie Vergleichung größerer, nicht bloß eben merklicher oder untermerklicher Reizintervalle stattfindet. Auch bietet sie bei der Anwendung unregelmäßiger Variationen des Reizes und unter Zuhülfenahme der von Merkel eingeführten Uebertragung der Principien der *r*- und *f*-Methode die Möglichkeit einer ebenso sicheren Fehlerelimination wie die letztere.

Bei der Beurtheilung des Werthes einer psychophysischen Maßmethode ist schließlich der Einfluss, den der subjective Zustand der Erwartung bei ihr ausüben kann, von ausschlaggebender Bedeutung, da eine sichere Elimination der durch diesen Einfluss herbeigeführten Fehler häufig nicht möglich ist. Weiß z. B. ein Beobachter, dass von zwei Reizen *a* und *b* der eine *b* der stärkere ist, so wird er geneigt sein, ihn auch dann als den stärkeren aufzufassen, wenn nach der unmittelbaren, nicht durch das Urtheil beeinflussten Empfindung dies nicht geschehen würde. Dieser Fehler kann nur dann einigermaßen compensirt werden, wenn in zusammengehörigen Versuchsreihen Erwartungseinflüsse von entgegengesetzter Richtung auftreten, wo er dann in die zu eliminirenden Fehler der Zeitlage eingehen wird. Ist aber dies nicht der Fall, so wird es zwar bei großer Uebung dem Beobachter gelingen können,

---

1) Merkel, Phil. Stud. VII, S. 613 ff., VIII, S. 120. Näheres über die Fehlerbestimmung vgl. ebend.

2) Es gibt allerdings ein Untersuchungsgebiet, wo dies nicht der Fall ist, den s. g. Zeitsinn, weil hier die einer ersten Zeitstrecke gleichende zweite Zeitstrecke unmittelbar von dem Beobachter selbst durch eine reagirende willkürliche Bewegung abgegrenzt werden kann. Doch hat dieser willkürliche Eingriff des Beobachters, wie wir sehen werden, andere Nachtheile. (Vgl. Cap. XVI, 5.)

seine Aufmerksamkeit ganz auf die zu vergleichenden Empfindungen zu richten und dadurch dem Einfluss der Erwartung möglichst zu entgehen, eine objective Elimination des letzteren ist aber natürlich unausführbar. Nach diesen Gesichtspunkten sind namentlich die Unterschiede des wissentlichen und des unwissentlichen Verfahrens bei den einzelnen Methoden zu beurtheilen. Eine Vergleichung der Fundamentalmethoden lässt dieselben in dieser Beziehung in zwei Gruppen zerfallen: 1) in solche, bei denen ein völlig unwissentliches Verfahren ausgeschlossen, dafür aber eine Compensation der Erwartungseinflüsse möglich ist: Methode der Minimaländerungen und der mittleren Fehler, 2) in solche, bei denen sowohl ein wissentliches wie ein unwissentliches Verfahren möglich, und wo daher unbedingt das letztere zu bevorzugen ist, um so mehr da hier in vielen Fällen keine objective Elimination des Erwartungsfehlers stattfinden kann: Methode der mittleren Abstufungen und der *r*- und *f*-Fälle. Bei der Methode der Minimaländerungen besteht, wenn der Vergleichsreiz r' gegen den Normalreiz r verstärkt wird, ein Erwartungsfehler von negativer Größe, d. h. der Unterschied $r'—r$, bei welchem $r' > r$ erscheint, ist zu klein; geht man nun umgekehrt zu dem Punkt zurück, wo $r' = r$ erscheint, so entsteht ein umgekehrter, positiver Fehler, d. h. die Differenz $r' — r$ ist für diesen Punkt wegen der vorauseilenden Erwartung zu groß. Beide Fehler können sich ausgleichen, wenn man sich bemüht, die Abstufungen immer möglichst gleichförmig vorzunehmen. Aehnlich verhält es sich bei der Methode der mittleren Fehler, vorausgesetzt dass man den Gleichheitspunkt durch allmähliche Abstufung von entgegengesetzten Richtungen her aufsucht. Die Methode der mittleren Abstufungen unterliegt, wenn der mittlere Reiz durch minimale Aenderungen bestimmt wird, ebenfalls den nämlichen Erwartungsfehlern. Da bei ihr die einzelne Schätzung eines größeren Empfindungsintervalls unsicher, also auch von Fehlereinflüssen abhängiger ist, so kann man namentlich bei ihr, je nachdem die Reizunterschiede langsamer oder schneller abgestuft werden, sehr abweichende Resultate erhalten[1]. Hier ist daher unbedingt die unregelmäßige Variation des mittleren Reizes zu bevorzugen, welche die Erwartungseinflüsse ausschließt oder sie in zufällige variable Fehler verwandelt, die in einer großen Zahl von Versuchen sich ausgleichen. Am meisten fallen die Unterschiede des wissentlichen und unwissentlichen Verfahrens bei der Methode der *r*- und *f*-Fälle ins Gewicht. Hier ist in den bisherigen Versuchen meistens das wissentliche Verfahren bevorzugt worden, weil es dem Beobachter möglich macht, die Versuche an sich selbst auszuführen, indem er willkürlich die Reize i und i_1 wechseln lässt und selbst entscheidet, ob $i > i_1$, $i_1 > i$ oder $i = i_1$ erscheint. Zweifellos ist hier bei großer Uebung eine ziemlich vollständige subjective Elimination des Erwartungsfehlers möglich, so dass auf diesem Wege brauchbare Resultate erhalten werden können. Von Fechner wurde daher das wissentliche Verfahren dem unwissentlichen, bei welchem der Experimentator, der die Reize herstellt, und der Beobachter, der sie schätzt, verschiedene Personen sein müssen, vorgezogen. Aber dieser Vorzug gilt doch nur so lange, als der Beobachter nicht die erforderliche Uebung besitzt. Gleiche Uebung vorausgesetzt, ist dagegen das unwissentliche Verfahren entschieden vorzuziehen, wie Kämpfe auch experimentell durch die Vergleichung beider Verfahren bestätigt gefunden hat. Dabei fordert freilich das vollständig unwissentliche

1) F. Angell, Phil. Stud. VII, S. 443 ff.

Verfahren, dass der Beobachter bei jedem einzelnen Versuch nicht nur darüber ungewiss ist, in welcher Reihenfolge die Reize einwirken, sondern auch ob beide objectiv von einander verschieden sind. Die zwei Reize i und i_1 müssen daher in den Einzelversuchen unregelmäßig in den vier Combinationen ii, $i_1 i_1$, ii_1 und $i_1 i$ mit einander wechseln, worauf dann die Fälle ii_1 und $i_1 i$, in denen $D = i_1 - i$ ist, der Rechnung zu Grunde zu legen sind; doch können außerdem die Fälle ii und $i_1 i_1$, in denen $D = 0$ ist, gesondert untersucht werden[1]. Von diesem völlig unwissentlichen ist das zuweilen ebenfalls angewandte halbwissentliche Verfahren wesentlich verschieden, bei welchem der Beobachter zwar den Unterschied der Reize, nicht aber die Reihenfolge kennt, in der sie einwirken. Dieses halbwissentliche Verfahren bringt offenbar die Aufmerksamkeit unter besonders ungünstige Bedingungen, da es eine unwillkürliche Tendenz zur Unterdrückung der g-Schätzungen mit sich führt; es hat sich daher von allen Verfahren als das ungünstigste erwiesen[2].

2. Das Weber'sche Gesetz.

Ernst Heinrich Weber fand zuerst für verschiedene Sinnesgebiete die gesetzmäßige Beziehung, dass der Zuwachs des Reizes, welcher eine eben merkliche Aenderung der Empfindung hervorbringen soll, zu der Reizgröße, zu welcher er hinzukommt, immer im selben Verhältnisse stehen muss. Hat man also zu einem Gewichte 1 ein Gewicht $^1/_3$ zuzulegen, damit der Druckunterschied merklich werde, so muss ein Gewicht 2 um $^2/_3$, ein Gewicht 3 um 1 wachsen, wenn wieder eine minimale Aenderung der Empfindung bemerkt werden soll. Die genauere Anwendung der psychophysischen Maßmethoden hat diese Beziehung nicht bloß durch die aus dem Weber'schen Verfahren hervorgegangene Methode der Minimaländerungen bestätigt, sondern es haben auch die beiden Fehlermethoden im allgemeinen zu entsprechenden Ergebnissen geführt. Bei der Methode der mittleren Fehler ergibt sich, dass der mittlere variable Fehler, welcher begangen wird, wenn man einen variirbaren Reiz nach der Empfindung einem andern constant erhaltenen gleich zu machen sucht, stets den nämlichen Bruchtheil des Reizes ausmacht. Es werde z. B., wenn einem Gewicht von der Größe 1 ein anderes gleich gemacht werden soll, ein durchschnittlicher variabler Fehler von $^1/_{10}$ begangen, so beträgt dieser Fehler $^2/_{10}$, wenn das Gewicht $= 2$ ist, $^3/_{10}$, wenn es $= 3$ ist, u. s. f. Bei der Methode der richtigen und falschen Fälle findet sich, dass, wenn nach Elimination der Miteinflüsse und nach geeigneter Vertheilung der Gleichheitsurtheile

1) Vierordt, dem das Verdienst der ersten Anwendung solcher objectiver Gleichheitsfälle zukommt, hat für sie den Namen »Vexirversuche« gewählt, ein Ausdruck, der wohl besser durch Nullversuche ersetzt wird, weil er die Vorstellung einer absichtlichen Täuschung des Beobachters erweckt.

2) Kämpfe, Phil. Stud. VIII, S. 511 ff.

bei der Vergleichung zweier wenig verschiedener Reize das Verhältniss $\frac{r'}{n}$ der richtigen Entscheidungen zur Gesammtzahl der Fälle constant bleiben soll, die beiden verglichenen Reize stets dasselbe Verhältniss zu einander behalten müssen. Angenommen, ein Druck 1 verglichen mit einem Druck $1 + \frac{1}{5}$ gebe ein bestimmtes Verhältniss $\frac{r'}{n}$, so muss der Druck 2 mit $2 + \frac{2}{5}$, 3 mit $3 + \frac{3}{5}$ verglichen werden, damit dasselbe Verhältniss $\frac{r'}{n}$ erhalten bleibe.

Man sieht leicht ein, dass es sich bei diesen Ergebnissen nur um verschiedene Ausdrücke für ein und dasselbe Gesetz handelt, welches wir so formuliren können: Ein Unterschied je zweier Reize wird gleich groß geschätzt, wenn das Verhältniss der Reize das gleiche ist. Oder: Soll in unserer Auffassung die Intensität der Empfindung um gleiche absolute Größen zunehmen, so muss der relative Reizzuwachs constant bleiben. Diesem letzteren Satz lässt sich endlich auch der folgende allgemeinere Ausdruck geben: Die Stärke des Reizes muss in einem geometrischen Verhältnisse ansteigen, wenn die Stärke der appercipirten Empfindung in einem arithmetischen zunehmen soll. Dieses Gesetz ist von Fechner als das Weber'sche oder psychophysische Grundgesetz bezeichnet worden[1]).

Die Prüfung der Unterschiedsempfindlichkeit mittelst größerer übermerklicher Unterschiede der Reize, wie sie bei der Methode der mittleren Abstufungen zur Anwendung kommt, hat jedoch gezeigt, dass keineswegs in allen Fällen die Distanz zweier Reize, wie dies nach dem obigen Gesetze erwartet werden müsste, nach dem geometrischen Verhältnisse der Reizstärken eingetheilt wird, sondern dass derjenige Reiz r_m, welcher in der Empfindung als die Mitte zwischen zwei gegebenen Reizen r_1 und r_2 geschätzt wird, in vielen Fällen der arithmetischen Mitte entspricht. Dabei ist aber auch dieses Resultat kein constantes, sondern es kann je nach den besonderen Bedingungen, unter denen sich die Auffassung der Reize befindet, bald diese, bald die dem Weber'schen Gesetze entsprechende geometrische Theilung eintreten, sodass also unter gewissen Bedingungen $r_m - r_1 = r_2 - r_m$, unter andern $\frac{r_m}{r_1} = \frac{r_2}{r_m}$ geschätzt oder auch ein zwischen diesen beiden Fällen liegendes Resultat gewonnen wird. Unsere Auffassung einer Reihe von Reizstärken kann demnach, wie es scheint, eine doppelte sein. Entweder besteht sie in einer Schätzung der relativen oder in

---

1) Fechner, Abhandlungen der kgl. sächs. Gesellschaft der Wiss. zu Leipzig. VI. (Math.-phys. Cl. IV) S. 455.

einer solchen der absoluten Unterschiede der Reize. Die relative Größenschätzung findet ihren Ausdruck in dem WEBER'schen Gesetze, die absolute weist auf ein Gesetz der Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung hin.

Die experimentelle Prüfung hat übrigens gezeigt, dass dem WEBER-schen Gesetze auch da, wo es zutrifft, nur eine annähernde Geltung zukommt. Namentlich kommen mit der Annäherung an die Reizschwelle und an die Reizhöhe nicht unbeträchtliche Abweichungen vor. Die bei den einzelnen Sinnesgebieten in Bezug auf die Verhältnisse von Reiz- und Empfindungsstärke ermittelten Thatsachen stellen wir im folgenden übersichtlich zusammen.

1) Schallempfindungen. Ueber dieses Sinnesgebiet wurden zuerst Versuche nach der Methode der Minimaländerungen von VOLKMANN[1] sowie von RENZ und WOLF[2], solche nach der Methode der richtigen und falschen Fälle von NÖRR[3] ausgeführt. VOLKMANN fand, dass die den Schallstärken proportionalen Fallhöhen eines Schallpendels annähernd im Verhältniss von 3 : 4 stehen mussten, wenn sie eben unterschieden werden sollten. RENZ und WOLF bestätigten diese Angabe. NÖRR benutzte den Schall eiserner Kugeln, welche vertical auf eine vibrationsfähige Platte herabfielen; seine Versuche ergaben nur eine annähernde Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetze. In neuerer Zeit wurde die Methodik dieser Versuche wesentlich vervollkommnet und sind hiernach von TISCHER, MERKEL und STARKE nach der Methode der Minimaländerungen, von MERKEL und ANGELL nach derjenigen der mittleren Abstufungen, von G. LORENZ, MERKEL und KÄMPFE mittelst der richtigen und falschen Fälle umfangreiche Versuche ausgeführt werden[4]. Hierbei ergaben diejenigen Methoden, die auf der Vergleichung kleinster Unterschiede beruhen, in sehr weiten Grenzen eine Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetze. Bei der Schätzung größerer Empfindungsintervalle, wie sie bei der Methode der mittleren Abstufungen stattfindet, ergaben sich jedoch keine durchgängig übereinstimmenden Resultate. Wurde bei dieser Methode die mittlere Empfindung durch minimale Abstufungen aufgesucht, so waren die Resultate schwankende. MERKEL fand im allgemeinen bei größeren Reizintervallen eine annähernde Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetze, während bei kleineren der als die Empfindungsmitte geschätzte Reiz annähernd mit dem arithmetischen Mittel zwischen den beiden Grenzreizen zusammenfiel. Eine exactere Uebereinstimmung mit der dem WEBER-schen Gesetz entsprechenden geometrischen Theilung der Reizstrecken

1) FECHNER's Psychophysik I, S. 176.
2) VIERORDT's Archiv f. physiol. Heilkunde 1856, S. 185.
3) Zeitschrift f. Biologie, 1879, XV, S. 297.
4) Phil. Stud. I, II, IV, V, VII, VIII.

ergab sich, wie ANGELL fand, wenn der mittlere Reiz in einer großen Zahl von Versuchen unregelmäßig variirt, und aus den so gewonnenen Schätzungen die Empfindungsmitte bestimmt wurde.

Bestimmungen der Reizschwelle des Gehörssinnes hat man sowohl für Geräusche wie für Töne auszuführen gesucht. Nur im letzteren Fall ist es möglich, die mechanische Energie des Minimalreizes annähernd in absolutem Maße zu bestimmen. So schätzte M. WIEN, indem er einen Ton von eben hörbarer Intensität auf einen mit einer Aneroidmembran verschlossenen Resonator wirken ließ, nach der Messung der Schwingungen dieser Membran die Reizschwelle gleich einer Druckschwankung von 0,59 Tausendtheilen eines mm Quecksilber, was, die Größe des Trommelfells zu 33 qmm gerechnet, in der Zeiteinheit einer Energie von nur 0,0022 mg-mm entsprechen würde[1]. Für Geräusche liegen nur empirische Bestimmungen der Reizschwelle unter Angabe der Schallquelle und ihrer Entfernung vom Ohre vor. So fand NÖRR dieselbe beim Fall kleiner Eisenkugeln auf eine Eisenplatte und bei einer Entfernung von 50 cm = 1500 mg-mm[2].

Zur psychophysischen Untersuchung der Intensitäts-Verhältnisse der Schallempfindungen sind Vorrichtungen erforderlich, welche möglichst kurz dauernde

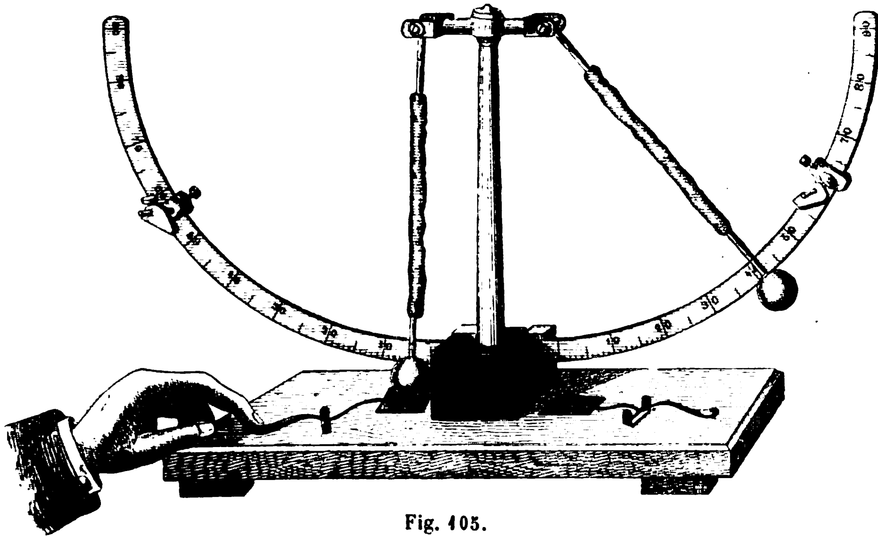


Fig. 105.

1) M. WIEN, Ueber die Messung der Tonstärke. Diss. Berlin 1888.

2) A. a. O. Wegen des abweichenden Materials ist damit die ältere von SCHAFHÄUTL (Abhandlungen der bayr. Akad. d. W. VII, S. 517) ausgeführte Bestimmung der Reizschwelle, nach welcher bei Benutzung eines Korks der Schall von 1 Milligr.-Millim. in 91 mm Entfernung verschwand, nicht vergleichbar. Uebrigens kommen hier selbst bei normalem Gehör sehr bedeutende individuelle Unterschiede vor. Vgl. POLITZER, Archiv f. Ohrenheilkunde, XII, S. 104, und LUCAE ebend. S. 282.

Schalleindrücke hervorbringen, deren objective Stärke genau bestimmt werden kann und deren Qualität sich bei den Veränderungen der Schallintensität nicht merklich ändert. Falls zusammengesetztere Apparate nicht zu Gebote stehen oder falls man die Beobachtungen an sich selbst ausführt, bedient man sich zweckmäßig des in Fig. 105 dargestellten Schallpendels. Dasselbe besteht aus zwei gegen einen Ebenholzklotz vor einer Scala pendelnden Rohrstäben, an denen unten Kugeln aus Hartgummi befestigt sind. In der Ruhelage berühren die Kugeln die einander parallelen Seiten des Ebenholzes. Um einen

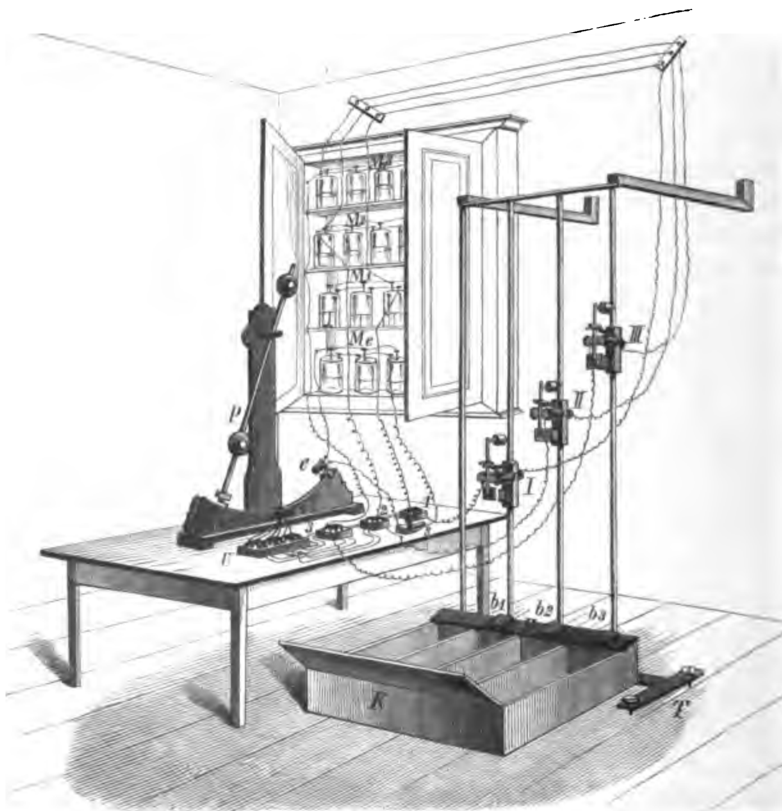


Fig. 106.

Schallunterschied von gegebener Größe hervorzubringen, stellt man die rechts und links an der Scala befindlichen Schieber, welche zur Aufnahme der Pendelstange eine Rinne darbieten, auf die geeigneten Punkte der Scala ein, führt mit der rechten und linken Hand die Pendel in die Rinne zurück und lässt sie dann rasch nach einander fallen, um die entstehenden Schalle zu vergleichen. Im Moment, wo eine jede Kugel von dem Ebenholz zurückprallt, wird sie durch einen Druck der Hand der entsprechenden Seite auf dem unter ihr befindlichen Fanghebel, dessen Platte mit Filz überzogen ist, geräuschlos aufgefangen, um einen zweiten Schall durch Rückprall unmöglich zu machen. Man übt sich

leicht auf die zum Auffangen der Kugeln erforderliche Sicherheit der Bewegungen ein. Zur Erzielung einer genau gleichen Beschaffenheit der beiden Schalle ist der Ebenholzklotz auf einem eichenen Fußbrett befestigt, das auf dicken Filzunterlagen steht, und außerdem von den beiden Scalen und deren Träger, sowie von der Tragsäule der Pendel durch Luftzwischenräume getrennt; ferner sind die Pendelstangen zum Behuf der Dämpfung der auf sie fortgepflanzten Schwingungen von einer Filzhülle umgeben[1]). Der Apparat ist sowohl bei der Methode der Minimaländerungen, wie auch der richtigen und falschen Fälle anwendbar. Sollen die Versuche über größere Intervalle von Schallstärken ausgedehnt und zugleich die Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen möglich werden, so dient das Fallphonometer (Fig. 106 und 107) zur Erzeugung und Messung der Schallstärken. Dasselbe besteht aus den Fallapparaten, dem Fangkasten zur Aufnahme der fallenden Kugeln und einigen Hülfsvorrichtungen. Vier cylindrische, hinten mit einer Millimetertheilung versehene Stahlstäbe nehmen die elektromagnetischen Kugelhalter (Fig. 107) auf, die vertical verschiebbar sind und an jedem Punkt mittelst der Schraube *J* festgestellt werden können. Die vier Stäbe befinden sich auf einem durch vier Stellschrauben einzustellenden eisernen Stativ *T* (Fig. 106) und sind an ihren oberen Enden durch eine Querstange verbunden, die, um die Stabilität des

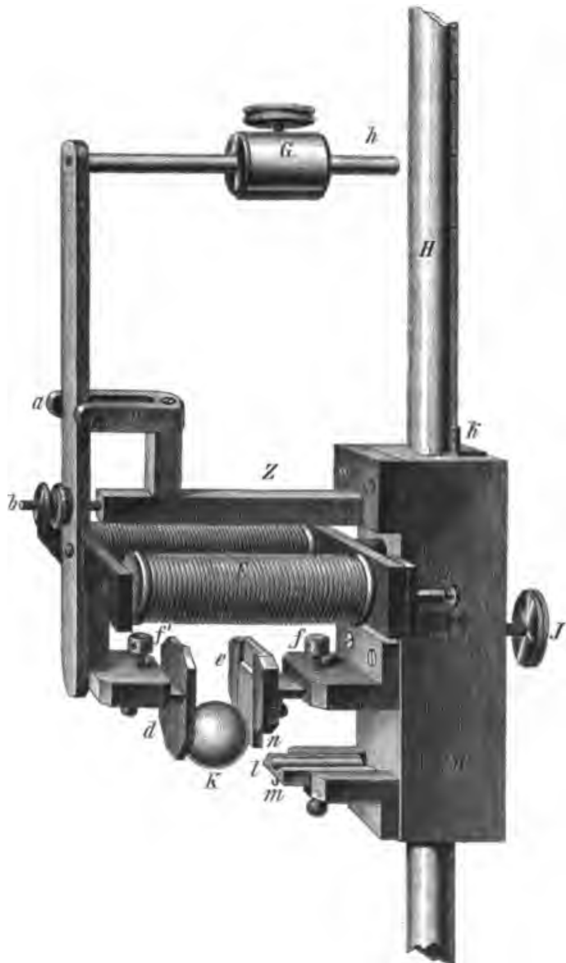


Fig. 107.

1) Um der Gleichheit der Qualität beider Schalle noch sicherer zu sein, kann man sich auch auf die Benutzung eines der beiden Pendel beschränken, das man successiv auf verschiedene Höhe einstellt. Ueber eine hierzu dienende Einrichtung des Apparates vgl. Kämpfe, a. a. O.

Apparats zu sichern, mittelst prismatischer Holzstäbe an der Wand befestigt ist. Jeder der vier Kugelhalter, von denen in Fig. 106 nur drei (I, II, III) in verschiedener Höhe angedeutet sind, besteht aus einem Elektromagnete *E* und einem Ankerhebel *Z* (Fig. 107), welche an der prismatisch gestalteten Hülse *M* befestigt sind. Die Marke *k* gibt an der auf *H* befindlichen Millimeterscala genau die Stellung von *M* und damit die entsprechende Fallhöhe der Kugel *K* an. Außer *E* und *Z* trägt *M* noch zwei zur Fixirung der Kugel bestimmte Vorrichtungen *enf* und *lm*. Ebenso befindet sich eine solche ($f'\,d$) am unteren Ende des Ankerhebels. Dieser letztere besteht aus dem Halter *Z* mit der Gabel *g*, in deren Axe *a* der Drehpunkt des eigentlichen Hebels ist. Dieser trägt an seinem oberen Ende die cylindrische Stange *h* mit dem Laufgewicht *G*. Am andern Hebelarm befindet sich der Anker *c*. Der Spielraum für die Bewegung des letzteren kann mittelst der an *Z* befestigten Schraube *b*, die durch eine weite Durchbohrung der verticalen Hebelstange hindurchgeht, indem man die auf *b* befindlichen Schraubenmuttern verstellt, beliebig beschränkt werden. Die Einstellung der Kugel *K* geschieht, indem sie zunächst in die Rinne der Platte *l* eingesetzt und dann diese in einem Schlitten verlaufende Platte soweit vorgeschoben wird, dass *K* zwischen den mittelst der Schrauben *f* und f' festzustellenden verticalen Platten *n* und *d* eingeklemmt werden kann. Hierbei wird die Platte *n* in dem Schlitten *e* so eingestellt, dass *n* genau nur bis zum Aequator der Kugel herabreicht. Ist dies geschehen, so wird der Strom des Elektromagnets *E* geschlossen, wodurch der Anker *c* gegen *E* bewegt und die Platte *d* an *K* festgedrückt wird. Schiebt man dann den Träger *l* zurück, so fällt im Moment, wo der Strom wieder geöffnet wird, die Kugel in Folge der durch das Laufgewicht *G* erzeugten Drehung des Ankerhebels. Dieser Fall von *K* vollzieht sich, da *n* am Aequator angreift, ohne jede gleitende Reibung. Das an der Unterfläche von *l* befindliche Häkchen *m* dient zur Befestigung eines Lothes, das, wenn *m* bei vorgeschobener Platte *l* auf den tiefsten Punkt der Kugel eingestellt ist, die Stelle des Fallbretts angibt, welche von *K* getroffen wird. Vor dem eisernen Träger *T* (Fig. 106) befindet sich, durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, der Fangkasten *K* mit der Fallunterlage *F*. Die vier Fächer sowie die Wände des ersteren sind mit Tuch und Watte gefüttert, so dass die von den Fallbrettern zurückprallenden Kugeln völlig geräuschlos in sie hineinfallen. Die Fallunterlage *F* besteht aus einem mit einer dicken Filzunterlage bedeckten Holzbrett; auf ihr befindet sich unter jedem Kugelapparat ein kleines Fallbrett aus Ebenholz, b_1, b_2, b_3. Damit in jedem Versuch bei der Benutzung zweier Kugeln, deren Höhenunterschied constant erhalten (Methode der *r*- und *f*-Fälle) oder sehr wenig variirt wird (Minimaländerungen), die Zwischenzeit der beiden Schalle möglichst gleich bleibe, benutzt man zweckmäßig das Contactpendel *P*, dessen Schwingungsdauer durch die Verschiebung zweier dies- und jenseits der Axe gelegenen Linsen in weiten Grenzen variirt werden kann. Dasselbe bewirkt beim Passiren der Gleichgewichtslage die Oeffnung eines Contactes, die je nach Einstellung der Wippen *U*, welche mit den Stromwendern 1, 2, 3 und durch diese mit den entsprechenden Kugelapparaten verbunden sind, die Lösung des gewünschten Ankers und dadurch den Fall der zugehörigen Kugel hervorbringt. Der Gang des Pendels muss vollkommen geräuschlos sein; zu diesem Zweck wird dasselbe von einem kleinen Elektromagnete *e* in seitlicher Lage festgehalten und durch Unterbrechung des von *Me* kommenden Stromes mittelst Oeffnung der Wippe *s* in Bewegung gesetzt. Die durch die Stromwender 1, 2, 3 und den

Schließungsapparat U geleiteten Ströme der Meidinger'schen Batterien M_1, M_2, M_3, sind für die elektromagnetischen Kugelhalter bestimmt. Befinden sich die letzteren in größeren Abständen von einander (Methode der mittleren Abstufungen), so muss entweder vor jedem Fall die Lage des Contactes entsprechend verändert bezw. eine Mehrzahl von Contacten in verschiedener Lage angewandt, oder es muss, indem man auf die Benutzung des Contactpendels verzichtet, die gleichförmige Oeffnung in U nach dem Takte des Metronoms eingeübt werden. Die Ausführung der Versuche fordert, dass der Experimentator und der die Schallstärken vergleichende Beobachter verschiedene Personen sind (unwissentliches Verfahren), und dass in dem Versuchsraum absolute Stille herrsche; namentlich müssen die Manipulationen des Experimentators völlig unhörbar sein. Ferner müssen alle Beobachtungen in der zur Elimination der Fehler der Zeitlage erforderlichen planmäßigen Reihenfolge mit stets gleichbleibenden Pausen ausgeführt werden.

Die Versuche mit Schallstärken sind wegen der kurzen Nachdauer der Empfindung und der geringen Ermüdung des Sinnesorgans zur Prüfung der allgemeinen Empfindungsgesetze besonders geeignet; dagegen führen sie insofern eine gewisse Schwierigkeit mit sich, als die Bestimmung der objectiven Schallstärke ebenfalls auf subjectivem Wege geschehen muss, da wir zureichende physikalische Methoden zur Schallstärkemessung noch nicht besitzen. Die beim Fall einer Kugel entstehende lebendige Kraft ist dem Producte $p \,.\, h$ (Gewicht $\times$ Fallhöhe) proportional. Indem jedoch ein Theil dieser Kraft außer in Schallschwingungen noch in andere Bewegungsformen übergeht, unter welchen letzteren die bleibende Deformation der Kugel und der Fallunterlage eine wichtige Rolle spielt, wird nur dann eine Proportionalität der Schallstärke mit dem Producte $p \,.\, h$ zu erwarten sein, wenn jene Deformation wegen der vollkommenen Elasticität der benutzten Körper eine sehr geringe ist. In der That fand P. Starke[1]) bei dem oben beschriebenen Fallphonometer innerhalb der hier anzuwendenden Grenzen der Schallstärke diese Proportionalität annähernd bestätigt, wogegen Vierordt[2]), Oberbeck[3]), Tischer[4]) und Merkel[5]) bei der Benutzung anderer Vorrichtungen mehr oder minder erhebliche Abweichungen fanden. Diese Beobachter berechneten daher aus den Versuchen eine empirische Formel $i = p\,h^{\varepsilon}$ oder $i = p^{\eta}\,h^{\varepsilon}$, worin η und ε als variable Elemente angenommen und für jede der benutzten Höhen bezw. bei der zweiten Formel auch für jedes Gewicht bestimmt wurden. Bei jeder derartigen Bestimmung der Schallstärken auf subjectivem Wege werden die einem gegebenen Normalschall $i = ph$ in der Empfindung gleichenden Vergleichsschalle aufgesucht, indem man theils p theils h variirt und die Werthe $p_1 h_1$, $p_2 h_2$, $p_3 h_3$ . . . . bestimmt, die subjectiv der Schallstärke $i = ph$ gleich sind. Diese Bestimmungen müssen wieder zur Elimination der constanten Fehler in allen Zeitlagen nach der Methode der Minimaländerungen ausgeführt werden. Dabei ergibt sich jedoch stets ein uneliminirbarer constanter Fehler, der von der Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes herrührt, da in Folge des letzteren von zwei verglichenen Schallintensitäten die größere zu klein geschätzt werden muss. Weil dieser relative Schätzungsfehler innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes constant ist, so kann er bestimmt und in Rechnung gebracht werden.

1) Phil. Stud. III, S. 264 ff.

2) Zeitschr. f. Biol. XIV, S. 303 ff. Wied. Ann. XVIII, S. 471. Vgl. hierzu meinen Aufsatz über Schallstärkemessung ebend. S. 695 ff. 3) Wiedemann's Ann. XIII, S. 222 ff.

4) Phil. Stud. I, S. 543 ff. 5) Phil. Stud. III, S. 117 ff., IV, S. 251 ff.

Die Schallempfindungen bilden bis jetzt dasjenige Empfindungsgebiet, für welches das Weber'sche Gesetz in weitestem Umfange bestätigt worden ist. Doch gilt dies nur für die über minimale Empfindungsdifferenzen angestellten Versuche, während bei der Methode der mittleren Abstufungen je nach dem Versuchsverfahren die Ergebnisse zwischen der geometrischen und der arithmetischen Theilung der zwischen den beiden Grenzreizen gelegenen Strecke schwanken. Einen Ueberblick über diese Resultate geben die folgenden, den Versuchen von Merkel und Angell entnommenen Tabellen. Die Versuche von Merkel sind mit einem einfacheren Apparate und mittelst Stahlkugeln, die auf eine harte Holzplatte fielen, ausgeführt. Die Schallstärke wurde durch Variirung sowohl des Gewichtes wie der Fallhöhe verändert; zugleich war das Verfahren ein wissentliches, und es wurde r_m mittelst minimaler Abstufungen gefunden. Die Versuche Angell's wurden mit dem obigen Fallphonometer, mit Elfenbeinkugeln gleichen Gewichts, die von verschiedener Höhe herabfielen, unter Anwendung des unwissentlichen Verfahrens und unregelmäßiger Variirung des mittleren Reizes angestellt. In I sind die früher (S. 342) erwähnten Fundamentalwerthe der Methode der Minimaländerungen angegeben. In II bezeichnen r_1 und r_2 den oberen und unteren Grenzreiz, r_m die zwischen ihnen geschätzte Mitte, r_g und r_a das geometrische und arithmetische Mittel von r_1 und r_2. Unter f_g und f_a sind die Differenzverhältnisse $\frac{r_m - r_g}{r_g}$ und $\frac{r_m - r_a}{r_a}$ angegeben. Die Versuche A beziehen sich auf einen, B auf zwei Beobachter (1, 2).

I. Methode der Minimaländerungen (Merkel[1]).

r	$\frac{r_o}{r}$	$\frac{r}{r_u}$	r_o	Δr	R	J	$\frac{\Delta}{r}$
0,48	1,417	1,405	0,68	0,17	0,51	0,03	$\frac{1}{12}$
0,87	1,389	1,345	1,20	0,28	0,92	0,05	$\frac{1}{17}$
2,45	1,372	1,380	3,37	0,79	2,58	0,13	$\frac{1}{19}$
4,71	1,352	1,344	6,36	1,43	4,93	0,22	$\frac{1}{21}$
12,57	1,343	1,361	16,88	3,82	13,06	0,49	$\frac{1}{26}$
25	1,351	1,362	33,77	7,70	26,07	1,07	$\frac{1}{23}$
54,56	1,345	1,366	73,38	16,72	56,66	2,1	$\frac{1}{26}$
116,3	1,346	1,325	156,6	34,42	122,2	5,9	$\frac{1}{20}$
231,4	1,380	1,362	319,2	74,65	244,5	13,1	$\frac{1}{18}$
446,5	1,375	1,333	614,0	139,5	474,5	28	$\frac{1}{16}$
839,9	1,355	1,383	1138	263,3	872,7	32,8	$\frac{1}{26}$
1528	1,370	1,325	2094	470,5	1624	96	$\frac{1}{16}$
2569	1,375	1,346	3532	811,5	2721	152	$\frac{1}{17}$
5115	1,363	1,357	6955	1592	5363	248	$\frac{1}{21}$

1) Phil. Stud. V, S. 514.

II. Methode der mittleren Abstufungen.

A. (MERKEL[1]).

r_1	r_2	r_m	r_g	r_a	f_g	f_a
2,025	6,075	4,060	3,508	4,050	0,157	0,002
4,993	14,98	9,911	8,648	9,986	0,146	— 0,006
9,886	29,66	19,88	17,12	19,77	0,161	0,006
39,73	119,2	80,39	68,81	79,46	0,169	0,012
77,89	233,7	155,0	134,9	155,8	0,149	— 0,005
146,6	439,8	305,4	253,9	293,2	0,203	0,042
260,8	782,4	524,6	451,7	521,6	0,161	0,006
795,2	2386	1600	1377	1591	0,162	0,006
1234	3702	2461	2137	2468	0,152	— 0,003

B. (ANGELL[2]).

$r_1 : r_2$	r_g	r_a	r_m 1	r_m 2	f_g 1	f_g 2	f_a 1	f_a 2
10 : 40	20	25	19,62	20,49	— 0,0019	0,0024	— 0,215	— 0,18
20 : 60	34,6	40	35,00	35,75	0,011	—0,033	— 0,120	— 0,106
15 : 60	30	37,5	28,60	32,33	— 0,046	0,077	— 0,237	— 0,138
20 : 80	40	50	41,61	43,71	0,040	0,092	— 0,167	— 0,125
20 : 100	44,7	60	43,77	51,11	— 0,020	0,143	— 0,103	— 0,149

Wie die Methode der Minimaländerungen (I), so ergab auch die der r- und f-Fälle eine Bestätigung des WEBER'schen Gesetzes[3]. Dagegen zeigen die obigen Tabellen II sehr deutlich, dass bei der Schätzung größerer Empfindungsintervalle die Methode von wesentlichem Einfluss ist. Wie MERKEL, so fand auch ANGELL bei regelmäßig in minimalen Abstufungen vorgenommenen Variationen des mittleren Reizes im allgemeinen eine größere Annäherung an die arithmetische als an die geometrische Mitte. Doch ergab sich zugleich, dass hierbei die Erwartung einen großen Einfluss auf das Resultat ausübte, indem Veränderungen der Ausgangspunkte und Stufengrößen des variabeln Reizes jedesmal auch die geschätzte Reizmitte veränderten, sodass diese gelegentlich der geometrischen mehr als der arithmetischen Mitte sich nähern konnte. Da aber dieses Resultat nur bei Versuchen, in denen eine Erwartungstäuschung mitwirkte, erhalten wurde, so dürfte es keinen entscheidenden Beweis gegen das von MERKEL gewonnene Ergebniss liefern.

2) Lichtempfindungen. Dass unsere Auffassung der Lichtempfindungen nicht proportional der objectiven Lichtstärke sondern langsamer zunimmt, ist aus zahlreichen Erfahrungen ersichtlich. Der Schatten, welchen ein dunkler Gegenstand im Mondlichte entwirft, verschwindet, wenn

---

1) Ebend. V, S. 519.
2) Phil. Stud. VII, S. 465.
3) KÄMPFE, Phil. Stud. VIII, S. 511 ff. u. Taf. I.

man eine hellleuchtende Lampe in die Nähe bringt; ein Schatten im Lampenlicht verschwindet hinwiederum, wenn die Sonne zu leuchten beginnt. Aehnlich verschwindet das Licht der Sterne im Tageslicht. In allen diesen Fällen sind nun die objectiven Helligkeitsunterschiede gleich groß: das Sonnenlicht fügt zu dem Lampenschatten und seiner helleren Umgebung, zu dem Sternenlicht und dem dunkeln Himmelsgrund gleiche absolute Helligkeitsmengen hinzu. Helligkeitsdifferenzen von constant bleibender Größe werden also nicht mehr bemerkt, wenn die Lichtintensität zunimmt.

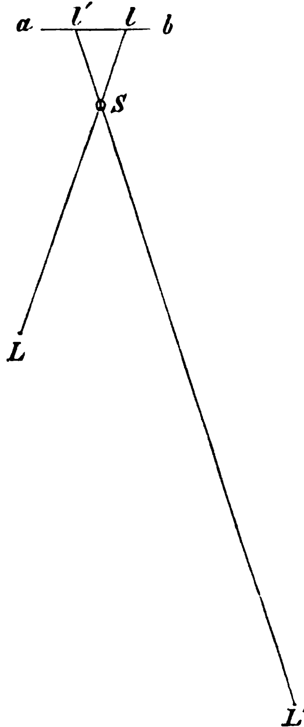


Fig. 108.

Lässt man dagegen, statt bei gleich bleibender Helligkeitsdifferenz die absolute Lichtintensität zu steigern, zwei in Vergleich gezogene Helligkeiten immer im gleichen Verhältniss zu- oder abnehmen, so bemerkt man, dass die Unterschiede der Lichtempfindung entweder gleich erscheinen, oder doch jedenfalls sich nicht im selben Verhältniss wie die objectiven Lichtintensitäten zu ändern scheinen. Betrachtet man z. B. Wolken von verschiedener Helligkeit oder eine Zeichnung mit Schattirungen zuerst mit freiem Auge und dann durch verdunkelnde graue Gläser, so sind in beiden Fällen feine Abstufungen der Helligkeit ungefähr mit gleicher Deutlichkeit sichtbar [1]. Das nämliche lehrt die Vergleichung der photometrisch ausgeführten Helligkeitsmessungen der Sterne mit dem subjectiven Lichteindruck, den die Sterne hervorbringen. Nach dem letzteren sind dieselben von den Astronomen in Größenclassen eingetheilt worden, da ein leuchtender Punkt um so größer erscheint, je heller er gesehen wird. Dabei ergab sich, dass die scheinbaren Sterngrößen in arithmetischem Verhältnisse zunehmen, wenn ihre objectiven Helligkeiten in geometrischem wachsen, eine Beziehung, welche offenbar dem Weber'schen Gesetze entspricht [2].

Direct suchten Bouguer und Fechner die Empfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen mittelst eben merklicher Unterschiede zu bestimmen, indem sie sich der sogenannten Schattenversuche bedienten. Eine weiße Tafel *ab*

1) Fechner, Abhandl. der kgl. sächs. Ges. der Wiss. VI, S. 458.
2) Fechner ebend. S. 492 und Elemente der Psychophysik I, S. 158.

(Fig. 108) wird mit zwei Flammen L und L' von genau gleicher Lichtintensität erleuchtet und vor ihr ein Stab S aufgestellt, der nun zwei Schatten l und l' auf die Tafel wirft. Das eine Licht L' wird bei einer bestimmten Distanz des anderen L so weit entfernt, bis der entsprechende Schatten l' nicht mehr sichtbar ist. Ist s die Entfernung des näheren Lichtes L, s' diejenige des entfernteren L', so verhalten sich die Intensitäten J und J' der auf der Tafel anlangenden Lichtstrahlen umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen, also wie $s'^2 : s^2$. Ist z. B. L' 10mal so weit von der Tafel entfernt wie L, so ist $J' = {}^1/_{100}\, J$. Nun ist aber der Schatten l' nur von dem Lichte L, die Umgebung dagegen von beiden Lichtquellen erleuchtet: die Stelle l' hat also die Lichtintensität J, ihre nächste Umgebung die Intensität $J + J'$. Im Moment, wo der Schatten l' verschwindet, ist also der von L' herrührende Beleuchtungszuwachs J' unmerklich geworden. Bouguer fand auf diese Weise, dass bei verschiedenen Lichtintensitäten der Schatten verschwand, wenn sein Helligkeitsunterschied $^1/_{64}$ war. Volkmann fand als Mittelwerth $^1/_{100}$[1]. In späteren genauer ausgeführten Versuchen desselben Beobachters ergab es sich jedoch, dass jener Werth nicht ganz constant blieb, sondern mit der Lichtstärke veränderlich war, so dass er z. B. in einer Versuchsreihe bei geringer Lichtstärke $^1/_{65,6}$, bei größerer $^1/_{195}$ betrug[2]. Zum nämlichen Resultate kam Aubert, der, wenn die absolute Lichtstärke allmählich von 1 auf 100 zunahm, dabei die Unterschiedsschwelle von $^1/_{40}$ auf $^1/_{146}$ wachsen sah[3]. Doch waren diese bedeutenden Abweichungen hauptsächlich durch die rasche Zunahme der Schwellenwerthe bei geringen Lichtstärken veranlasst, während bei mittlerer Intensität dieselben verhältnissmäßig wenig um $^1/_{100}$ schwankten.

Aehnliche Resultate erhielt Masson mit rotirenden Scheiben. Am zweckmäßigsten verwendet man sie in der umstehenden Form (Fig. 109). Auf einer weißen Kreisfläche zieht man in der Richtung eines Radius einen unterbrochenen Strich von constanter Breite. Wird nun die Scheibe durch ein Uhrwerk in sehr schnelle Rotation versetzt, so erscheinen graue Ringe, deren Unterschied von der Helligkeit des Grundes mit zunehmendem Radius abnimmt[4]. Man bestimmt nun den Punkt der Scheibe, wo die

---

1) Fechner, Psychophysik I, S. 148.

2) Volkmann, Physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, I. Leipzig 1863, S. 56 f.

3) Aubert, Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865, S. 58 f.

4) Setzt man nämlich die Lichtstärke des weißen Grundes = 1, so ist, wenn d die Breite des schwarzen Strichs und s die durch photometrische Vergleichung mit dem weißen Grund bestimmte Helligkeit des verwendeten Schwarz bezeichnet, die Helligkeit h des grauen Ringes:

$$h = 1 - \frac{ds}{2r\pi}.$$

grauen Ringe aufhören sichtbar zu sein, und erhält so die Unterschiedsempfindlichkeit bei der gegebenen Lichtstärke. Um zu untersuchen, ob dieselbe bei wechselnder Lichtstärke constant bleibt oder sich ändert, betrachtet man die Scheibe bei verschiedener objectiver Beleuchtung. Bleibt die Unterschiedsempfindlichkeit unverändert, so müssen die grauen Ringe immer an der nämlichen Stelle des Radius verschwinden. Dies fand nun MASSON in seinen Versuchen sowohl bei dauernder Beleuchtung als bei der Anwendung instantanen elektrischen Lichtes annähernd bestätigt, und er schätzte hiernach die Unterschiedsschwelle, ziemlich übereinstimmend mit VOLKMANN's früheren Schattenversuchen, auf $^1/_{100}$—$^1/_{120}$[1]). Aehnliche Resultate erhielten HELMHOLTZ[2]) und AUBERT[3]); nur zeigten sich in ihren Versuchen größere Differenzen der relativen Unterschiedsempfindlichkeit bei wechselnder Beleuchtung, so dass hierdurch die Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes überhaupt in Frage gestellt schien. Alle diese Versuche leiden jedoch unter dem Uebelstand, dass sie zumeist bei wechselnder Tagesbeleuchtung ausgeführt sind, mit deren Veränderungen sich zugleich die Weite der Pupillen und, wie AUBERT selbst schon hervorgehoben hat, zugleich der Zustand der Netzhaut verändert, so dass die so gewonnenen Werthe der Unterschiedsempfindlichkeit ebenso wenig wie etwa die bei verschiedenen Ermüdungszuständen eines Sinnesorgans erhaltenen Ergebnisse mit einander vergleichbar sind. Um diese störenden Einflüsse möglichst fern zu halten, führte daher KRAEPELIN[4]) die Versuche mit der MASSON'schen Scheibe im Dunkelzimmer aus, indem er die Scheiben durch eine constant bleibende Lichtquelle erleuchtete und dann durch photometrisch bestimmte graue Gläser, durch die das Auge blickte, den Lichteindruck abschwächte. Es ergab sich auf diese Weise innerhalb weiter Grenzen eine fast vollkommene Constanz der Unterschiedsschwelle. Diese war bei einem Maximum künstlicher Beleuchtung (durch zwei Petroleumflammen in 25 cm Abstand erzeugt) = $^1/_{121,52}$, und sie blieb unverändert, wenn die Lichtintensität im Verhältniss von 1000 zu 300 abnahm; erst bei weiterer Abnahme fing sie langsam zu steigen an, so dass sie, als die

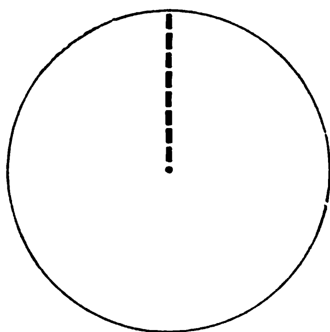


Fig. 109.

1) MASSON, Ann. de chim. et de phys. 3. sér. XX, p. 129.
2) HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 315.
3) AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 70 f.
4) KRAEPELIN, Philos. Studien II, S. 306 und 651.

Lichtstärke etwa auf 3,6 herabgesetzt war, $^1/_{100}$ erreichte. Zu denselben Ergebnissen gelangte O. SCHIRMER[1]) bei Anwendung eines ähnlichen Verfahrens sowie MERKEL[2]), der zwei leuchtende Mattglasflächen im Dunkelzimmer unter Anwendung der Methode der Minimaländerungen verglich.

Auch bei den Lichtempfindungen hat jedoch die Schätzung größerer Reizintervalle zu Ergebnissen geführt, die mit denjenigen der Methode der Minimaländerungen nicht durchgängig in Uebereinstimmung stehen. Namentlich scheint sich der durch Abstufung gefundene Reiz r_m, welcher zu zwei gegebenen Lichtstärken r_1 und r_2 die Empfindungsmitte bildet, bei höheren Lichtintensitäten mehr dem arithmetischen, bei geringeren mehr dem geometrischen Mittel zu nähern, im allgemeinen aber mit keinem von beiden vollständig zusammenzutreffen. Uebrigens entsteht hierbei zugleich durch die je nach dem Verhältniss der verglichenen Helligkeiten in verschiedenem Grade einwirkenden Contrasterscheinungen eine Complication der Versuche, deren Einfluss noch nicht zureichend ermittelt ist.

Eine Bestimmung der Reizschwelle für die Lichtempfindungen ist deshalb unmöglich, weil selbst in absoluter Finsterniss schwache subjective Erregungen stattfinden können, die wahrscheinlich von dem Druck der flüssigen Augenmedien und der Muskelspannungen herrühren. Diese subjectiven Erregungen hat man mit einem wenig passenden Namen als das Eigenlicht der Netzhaut bezeichnet. Die Schwankungen derselben geben sich an den von PURKINJE[3]) beschriebenen Lichtnebeln und Lichtfunken im dunkeln Gesichtsfeld zu erkennen. Demnach kann von einer Reizschwelle beim Gesichtssinn nur insofern die Rede sein, als man die geringste Lichtintensität misst, die in absoluter Dunkelheit im Contrast gegen dieses mehr oder weniger von schwachen subjectiven Erregungen erfüllte dunkle Gesichtsfeld empfunden wird. Nach einigen Beobachtungen beginnen Metalle, wie Eisen, Zinn, Platin, bei einer Temperatur von 335 bis 370° C. im Dunkeln zu leuchten. AUBERT schätzt diese Lichtintensität, freilich sehr approximativ, zu $^1/_{300}$ der Lichtstärke eines weißen Papiers, von welchem das Licht des Vollmondes reflectirt wird[4]). In den verschiedenen Regionen der Netzhaut scheint die Reizschwelle nicht ganz constant, sondern für die Seitentheile erheblich größer zu sein als für das Centrum, da ein leuchtender Punkt im indirecten Sehen heller erscheint als im directen, obgleich in Folge der schrägen Richtung des einfallenden Strahlenkegels die objective Lichtstärke eine geringere sein muss[5]). Ferner ist sie von

1) O. SCHIRMER, Arch. f. Ophthalm. XXXVI, 4, S. 121 ff.
2) MERKEL, Phil. Stud. IV, S. 566 ff.
3) Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, I, S. 78 f.
4) AUBERT, Grundzüge der physiologischen Optik. Leipzig 1876, S. 485.
5) KIRSCHMANN, Phil. Stud. V, S. 447 ff. Vergl. a. A. E. FICK, PFLÜGER's Archiv XLIII. S. 441 und SCHADOW, ebend. XV, S. 499.

der Größe der beleuchteten Fläche abhängig; sie steigt beträchtlich, wenn diese Größe unter eine bestimmte Grenze sinkt. Letztere entspricht nach Charpentier bei ruhenden Objecten für alle Theile der Netzhaut einer linearen Bildgröße von 0,17 mm oder einer Objectgröße von 2 mm Durchmesser in 20 cm Entfernung. Sinkt die Bildgröße unter die genannte Grenze, so muss die Beleuchtungsstärke in gleichem Verhältnisse wachsen, als die beleuchtete Oberfläche abnimmt, wenn das Object sichtbar bleiben soll [1]. Diesen Veränderungen der Reizschwelle entsprechen zugleich solche der Unterschiedsempfindlichkeit, indem nach Müller-Lyer bei Reizen von geringer Ausdehnung die relative Unterschiedsempfindlichkeit eine kleinere ist [2].

Zur Untersuchung der psychophysischen Verhältnisse des Gesichtssinnes können im allgemeinen die verschiedenen Formen von Photometern, die zur Vergleichung objectiver Lichtstärken dienen, Verwendung finden: so der in Fig. 108 skizzirte Schattenphotometer oder auch photometrische Vorrichtungen, bei denen die durch matte Flächen hindurchscheinenden Lichtquellen, analog wie bei dem Bunsen'schen Photometer, direct verglichen werden. Einer Vorrichtung letzterer Art bediente sich Merkel, die jedoch den Nachtheil hatte, dass sie nur eine successive Vergleichung der Lichtstärke zuließ [3]. Wenig empfehlenswerth sind trotz ihrer Vorzüge für rein photometrische Zwecke in diesem Falle die Polarisationsphotometer, da sie nicht hinreichend feine Abstufungen zulassen und die Drehung des Nicols mit Farbenänderungen des Lichts verbunden ist, welche die Intensitätsvergleichung erschweren. In mancher Beziehung den photometrischen Vorrichtungen überlegen sind die rotirenden Scheiben, von denen die Masson'sche Scheibe (Fig. 109) eine einfache Form ist. Ebenso wie sie können Scheiben, auf denen schwarze und weiße Sectoren von verschiedener Breite angebracht sind, zur Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit dienen. Insbesondere bilden solche Scheiben auch ein bequemes Hülfsmittel zur Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen auf den Lichtsinn. Solche Versuche sind zuerst von Delboeuf ausgeführt worden [4]. Sein Verfahren bestand darin, dass er auf einer weißen Scheibe verstellbare schwarze Sectoren von veränderlicher Breite anbrachte und die Scheibe in Rotation versetzte (Fig. 110). Die Breite der Sectoren wurde so abgestuft, dass bei der Rotation graue Ringe

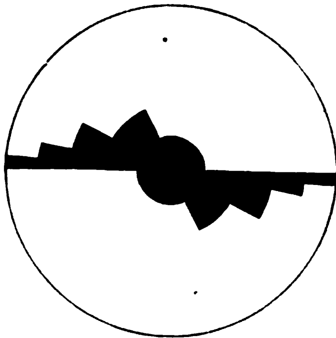


Fig. 110.

1) Charpentier, Compt. rend. XCV, p. 96, 148, XCVI, p. 858, 1079.
2) Müller-Lyer, Archiv f. Physiol. 1889. Suppl. S. 117 ff.
3) Merkel, Phil. Stud. IV, S. 553 ff.
4) Delboeuf, Étude psychophysique. Bruxelles 1873, p. 50.

entstanden, von denen je ein mittlerer zu dem innern und äußern, die ihm benachbart waren, gleich stark contrastirte. Bezeichnet man die Breite dreier Sectoren in der Reihenfolge von außen nach innen mit δ, δ' und δ'', so würde das WEBER'sche Gesetz verlangen, dass überall $\frac{\delta}{\delta'} = \frac{\delta'}{\delta''}$ genommen werden muss. Die auf die angegebene Weise ausgeführten Beobachtungen leiden jedoch, wie ALFR. LEHMANN zeigte, so sehr unter dem Einfluss des Contrastes, durch den die Helligkeitsunterschiede benachbarter grauer Ringe vergrößert erscheinen, namentlich des Randcontrastes, dass genauere Bestimmungen hierdurch unmöglich werden. Zweckmäßiger bedient man sich daher des in Fig. 111 dargestellten Rotationsapparates. Auf einem Tisch T befindet sich eine Rinne, in welcher das Triebrad R und die drei Scheiben S_1, S_2, S_3 mittelst der zu ihnen gehörigen Stative beliebig verschoben und festgeschraubt werden können. Von dem Triebrad aus laufen über die Rollen, an denen die Scheiben befestigt sind, Schnüre, so dass beim Drehen der Kurbel R

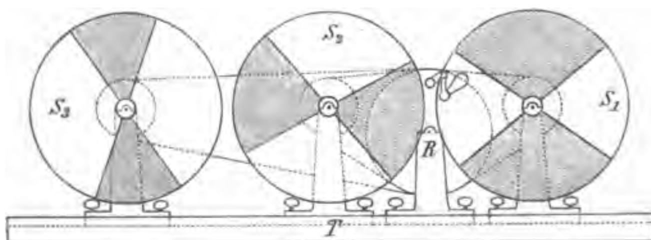


Fig. 111.

die drei Scheiben in rasche Rotation gerathen [1]. Neben einem solchen größeren Rotationsapparat bedient man sich zweckmäßig einer größeren Anzahl kleinerer mit je einer Scheibe von 10—20 cm Durchmesser, die unabhängig von einander aufgestellt werden können, und deren jeder durch ein Federuhrwerk in Rotation versetzt wird. Um die Helligkeitsverhältnisse der rotirenden Scheibe aus dem Verhältniss der Sectorenbreiten bestimmen zu können, ist eine genaue Ermittelung des Lichtverhältnisses des verwendeten Weiß zu dem schwarzen Pigment, das zur Herstellung der schwarzen Sectoren dient, erforderlich. Zu diesem Zweck müssen die Lichtintensitäten mit einem möglichst minimalen Schwarz von constanter Helligkeit verglichen werden, indem man bestimmt, wie viel von dem verwendeten Weiß zu jenem annähernd absoluten Schwarz hinzugefügt werden muss, um das Schwarz des benutzten Pigmentes zu erhalten. Zu diesen Bestimmungen bedient man sich eines auf seiner Innenfläche mit dunkelstem, schwarzem Sammt gefütterten Kastens, der gegen das beobachtende Auge hin

---

1) Der Rototionsapparat des Leipziger Instituts ist in größeren Dimensionen ausgeführt. Der Schlitten T hat eine Länge von 2,25 m, jede Scheibe einen Durchmesser von 60 cm. Dies hat den Vortheil, dass der Apparat nicht nur zu Demonstrationszwecken dienen kann, sondern dass auch die rotirenden Scheiben in der sogleich zu erwähnenden Weise hinter kleineren Rotationsapparaten aufgestellt und zur Herstellung gleichförmiger Hintergründe von genau zu bestimmender Beschaffenheit benutzt werden können.

eine mittelst einer Schiebevorrichtung beliebig variirbare rechteckige Oeffnung besitzt. Vor dieser Oeffnung stellt man einen kleinen Rotationsapparat auf, dessen Scheibe an der der Oeffnung entsprechenden Stelle einen Ausschnitt von der Winkelgröße a besitzt, der nach innen von einem aus dem benutzten schwarzen Pigment hergestellten Sector begrenzt wird. Gibt man dem letzteren diejenige Winkelgröße b, bei welcher die bei der Rotation entstehenden aneinanderstoßenden Ringe genau das gleiche Grau darbieten, so ist, wenn man die Helligkeit des schwarzen Pigmentes $= 1$, die des Weiß der Scheibe $= x$ setzt, und wenn man annimmt, dass die aus dem dunkeln Raum ausgestrahlte Lichtmenge verschwindend klein sei, $(360 - a)\, x = b + (360 - b)\, x$ oder $x = \frac{b}{b - a}$ [1]).

Zur Variirung der Helligkeit von Lichtquellen oder hellen Flächen, deren Vergleichung zur Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit dient, bedient man sich am zweckmäßigsten des zuerst von Aubert [2]) angewandten Episkotisters, den die Fig. 112 in einer modificirten Form veranschaulicht. Derselbe besteht aus einem getheilten Kreis, der durch zwei feste Sectoren aus dünnem Schwarzblech mit einer kleinen zur Befestigung am Rotationsapparat dienenden mittleren Scheibe zusammenhängt. Eine Anzahl weiterer beweglicher schwarzer Sectoren, die übereinander geschoben werden können, macht es möglich, den schwarzen Theil der Scheibe von ca. 60 (eventuell bei geringerer Winkelgröße des festen Sectors sogar von 10°) bis 360° zu variiren. Durch die zwischen den schwarzen Sectoren bleibenden Oeffnungen dringt das Licht der in angemessener Entfernung hinter dem Episkotister aufgestellten Lichtquelle oder leuchtenden Fläche, das sich bei rascher Rotation der Scheibe mit dem Schwarz der Sectoren zu einem gleichmäßigen Eindruck mischt. Alle Versuche mit dem Episkotister müssen im Dunkelzimmer angestellt werden, d. h. in einem überall schwarz angestrichenen, nur mit schwarzen Geräthen ausgestatteten Raum ohne Fensteröffnungen. Als Lichtquellen benutzt man, da es leider noch an exacten physikalischen Hülfsmitteln zur Erzeugung von Lichtstärken nach absolutem Maß fehlt (die sog. Normalkerzen sind ganz inconstant), zweckmäßig Petroleumlampen mit stets gleich bleibender Flamme (Rundbrenner) und sehr großem Flüssigkeitsbehälter, in welchem das Niveau annähernd constant erhalten wird.



Fig. 112.

Die Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit für die Intensität farbiger Lichteindrücke kann, wenn man Pigmente anwendet, ebenfalls mit dem Farbenkreisel ausgeführt werden, wobei man entweder glanzlose farbige Papiere in auffallendem Lichte oder nach dem Vorgang von Kirschmann farbige Gelatineplatten im durchfallenden Lichte an episkotisterähnlichen Scheiben verwendet.

1) Kirschmann, Phil. Stud. V, S. 292 ff.
2) Physiologie der Netzhaut S. 33 f.

Die letzteren haben den Vortheil, dass durch geeignete Combination verschiedenfarbiger Platten Farben hergestellt werden können, die annähernd den einfachen Spektralfarben gleichkommen [1]). Durch Mischung solcher Farbensectoren mit Schwarz und Weiß bei der Rotation lassen sich die Helligkeitsgrade und Sättigungen der Farben abstufen. Zur Untersuchung der Helligkeitsempfindung der Spektralfarben benutzt man im wesentlichen die nämlichen Vorrichtungen, die zur Untersuchung der qualitativen Verhältnisse der Farbenempfindung dienen. (Vergl. über diese Cap. IX, 4.)

Die älteren Versuche über die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtstärken leiden durchweg unter dem Uebelstande, dass sie bei diffusem Tageslicht angestellt sind. Bei diesem übt aber stets dasjenige Licht, welches abgesehen von den zu vergleichenden Lichteindrücken in das Auge einfällt, einen ungeheuren Einfluss auf den Erregbarkeitszustand der Netzhaut aus, und da das diffuse Tageslicht in der Regel fortwährenden Intensitätsschwankungen unterworfen ist, so werden dadurch die Versuche in unabsehbarer Weise complicirt, um so mehr da jene Veränderungen der Erregbarkeit selbst wieder einen bestimmten Verlauf darbieten, dessen Geschwindigkeit theils von der Lichtstärke, theils von physiologischen Zuständen abhängt. Im allgemeinen äußert sich die durch eine plötzliche Veränderung der objectiven Lichtreizung bewirkte Erregbarkeitsschwankung darin, dass zuerst die Erregbarkeit für die eingetretene Lichtstärke sehr stark abnimmt und dann langsam bis zu einem Maximum anwächst. Man hat darum diesen Vorgang als Adaptation der Netzhaut bezeichnet. Den Einfluss der letzteren auf die Unterschiedsempfindlichkeit hat schon Aubert nachgewiesen. Er fand z. B., dass bei kurzem Aufenthalt im Dunkeln bei einer minimalen Lichtstärke die Unterschiedsschwelle nur $^1/_4$ betrug, nach einiger Zeit aber auf $^1/_{25}$ sich erhoben hatte [2]). Aehnliche Wirkungen beobachtet man beim Uebergang aus dem Dunkeln in helle Tagesbeleuchtung. Wenn nun auch bei den gewöhnlichen Versuchen über Unterschiedsempfindlichkeit diese Adaptationseinflüsse bei weitem nicht so groß sind, so sind sie doch jedenfalls groß genug, um eine sichere Bestimmung der Unterschiedsschwelle und namentlich die Beantwortung der Frage nach der Constanz derselben völlig unmöglich zu machen. Ganz lassen sich natürlich diese Einflüsse der Veränderung der Erregbarkeit der Netzhaut nicht eliminiren, da schon die zu vergleichenden Lichteindrücke selbst solche Einflüsse ausüben. Immerhin können sie durch die Beseitigung aller sonstigen Lichteinwirkungen und durch die möglichst vollständige Adaptation der Netzhaut sehr vermindert werden. Da nun Adaptationsvorgänge in gewissem Grade unvermeidlich sind, so hat man diese in verschiedener Weise für die Erklärung der Resultate über die Unterschiedsempfindlichkeit herbeigezogen. Entweder vermuthete man, wie dies Aubert [3]) zu thun scheint, die mangelhafte Adaptation habe in vielen Versuchen den Schein einer Uebereinstimmung mit dem Weber'schen Gesetz hervorgerufen; oder man machte umgekehrt, wie Kraepelin und Schirmer, gerade den Mangel einer zureichenden Adaptation für die Nichtübereinstimmung gewisser Ergebnisse mit dem Weber'schen Gesetze verantwortlich. Die letztere Auffassung hat in der schon hervorgehobenen Thatsache, dass das Weber'sche Gesetz um so vollständiger zutrifft, eine je vollkommenere Adaptation bei jeder Lichtstärke eingetreten ist, zwei-

---

1) Kirschmann, Phil. Stud. VI, S. 543.
2) Aubert, Physiol. der Netzhaut, S. 67 ff.
3) Aubert, ebenda.

fellos ihre Bestätigung gefunden. In Folge dessen ließe sich nun aber wiederum annehmen, das WEBER'sche Gesetz selbst sei ein Ausdruck der stattfindenden Adaptation. In diesem Sinne hat HERING sowohl auf die Adaptation der Pupille wie auf die des nervösen Apparates hingewiesen[1]). Bezüglich des ersteren zeigte jedoch KRAEPELIN, dass das WEBER'sche Gesetz innerhalb der nämlichen Grenzen seine Gültigkeit bewahrt, wenn durch Atropinisirung des Auges die Adaptation der Pupille aufgehoben ist[2]). Natürlich lässt sich die Netzhautadaptation nicht in der gleichen Weise eliminiren, und um die Versuche möglichst constanten Bedingungen zu unterwerfen, bleibt nur übrig, sie stets bei vollkommener Adaptation auszuführen. Hiernach hat denn auch O. SCHIRMER[3]) von neuem die Zurückführung des WEBER'schen Gesetzes auf die Netzhautadaptation als eine zwar nicht direct zu erweisende, aber doch sehr wahrscheinliche Annahme bezeichnet. Wenn das Auge zuerst für eine objective Helligkeit h, dann für eine solche $2h$ adaptirt sei, so werde ihm nun die letztere gleich hell mit der ersteren erscheinen, und demzufolge dem von h eben merklich verschiedenen Reize xh hier ein von $2h$ eben merklich verschiedener Reiz $2xh$ entsprechen. Gegen diese Berechnungsweise ist aber doch einzuwenden, dass auch bei der vollkommensten Adaptation niemals zwei Helligkeiten h und $2h$ einander gleich erscheinen, abgesehen davon dass die Bewährung des WEBER'schen Gesetzes auf andern Sinnesgebieten, wie auf dem des Schalls, einer solchen singulären Interpretation im Wege steht. Uebrigens ist zu bemerken, dass SCHIRMER seine Versuche an MASSON'schen Scheiben großentheils bei verschiedener Tagesbeleuchtung, nicht wie KRAEPELIN bei künstlichem Licht und im Dunkelzimmer ausgeführt hat. Theils hieraus theils aus sonstigen Abweichungen der Methode mag es sich erklären, dass die von ihm gefundene Unterschiedsschwelle $\left(\frac{1}{217}\right)$ erheblich kleiner ist als die von andern Beobachtern gefundenen Werthe[4]).

Für die Methode der mittleren Abstufungen gelten selbstverständlich bezüglich der Adaptation die nämlichen Gesichtspunkte. Neben dem Einfluss der diffusen Beleuchtung auf den Erregbarkeitszustand der Netzhaut kommt aber hier noch der Einfluss des Contrastes zur Geltung. Zwei Eindrücke von verschiedener Helligkeit können nicht nur durch den Contrast, den sie auf einander ausüben, sondern auch durch den Contrast gegen ihre sonstige Umgebung in ihrer scheinbaren Helligkeit verändert werden. Von diesen beiden Contrasteinflüssen ist der erste, der Contrast der zu vergleichenden Lichtstärken, natürlich uneliminirbar; er gehört mit zu den Versuchsbedingungen und ist überhaupt wahrscheinlich gar kein Vorgang, der von dem Vorgang der Vergleichung der

1) HERING, Wiener Sitzungsber. 3. Abth. LXXII, S.-A. S. 28.

2) KRAEPELIN, Phil. Stud. II, S. 652 ff.

3) Arch. f. Ophth. XXXVI, 4, S. 147 ff.

4) Gerade beim Lichtsinn dürften die großen Abweichungen in der Bestimmung der Schwellengröße selbst bei sonst übereinstimmenden Versuchseinrichtungen zumeist darauf zurückzuführen sein, dass sich viele Beobachter noch immer bei der Anwendung der Minimalmethode nicht der regelmäßigen stetigen Abstufungen, wie sie S. 344 ff. angegeben sind, sondern eines tastenden Verfahrens bedienen, bei welchem durch Hin- und Herprobiren der Ebenmerklichkeits- und der Gleichheitspunkt, manchmal auch nur einer von beiden aufgesucht wird. Ein solches Verfahren schließt immer eine gewisse Willkür in sich, welche in den Differenzen verschiedener Beobachter zu Tage treten wird.

Lichtstärken trennbar ist. Dagegen muss der Contrast der in Betracht gezogenen Objecte mit ihrer sonstigen Umgebung völlig ausgeschlossen werden, da er in der wechselndsten Weise die Vergleichung beeinflussen und scheinbare Unterschiede hervorbringen kann, wo die Objecte selbst von gleicher Lichtbeschaffenheit sind, oder eine Gleichheit der Objecte vortäuschen kann, wo diese, unabhängig von äußeren Contrasteinflüssen verglichen, deutlich verschieden sind. Da übrigens der Contrast der verglichenen Objecte bei unmittelbarer Nähe derselben sehr viel größer und zugleich ungleichmäßig über dieselben vertheilt ist, so ist es erforderlich, auch diesen Randcontrast zu vermeiden, indem man die Gegenstände zwar einander hinreichend nahe bringt, damit eine simultane Vergleichung möglich ist, aber doch das Gebiet vermeidet, wo ein Randcontrast merklich wird.

Der Methode der mittleren Abstufungen lassen sich zunächst die oben erwähnten astronomischen Bestimmungen der scheinbaren Sterngrößen zurechnen [1]). Sie bieten zugleich einen Fall dar, in welchem diese Methode zu einer Bestätigung des Weber'schen Gesetzes geführt hat, noch bevor dasselbe in seiner allgemeinen Form aufgestellt worden war. Da aber hierbei der Intensitätsunterschied zweier aufeinanderfolgenden Classen ein verhältnissmäßig kleiner ist, so dass er die mittelst der Minimaländerungen gefundene Unterschiedsschwelle nicht beträchtlich übersteigen dürfte, so lässt dies noch keinen Schluss auf die Abstufung größerer Empfindungsintervalle zu. Ebenso gehört hierher das Verfahren von Ebbinghaus, der eine größere Reihe von grauen Papieren herstellte, deren objective Helligkeit er mittelst des Farbenkreisels bestimmte, und aus denen er dann eine Scala von 7 subjectiv gleichen Helligkeitsabstufungen auswählte [2]). Auch hier sind die Unterschiede je zweier auf einander folgender Helligkeitsstufen jedenfalls relativ klein gewesen, und überdies ist der Einfluss des Contrastes nicht eliminirt. Ein sicherer Schluss lässt sich daher daraus, dass in diesen Versuchen im allgemeinen der Quotient je zweier aufeinanderfolgender Helligkeiten mit wachsender Helligkeit abnahm, nicht ziehen.

Ueber ein weiteres Gebiet von Abstufungen, bei denen zugleich der Contrast und soweit wie möglich die Adaptationseinflüsse eliminirt waren, erstrecken sich die nach der Methode der mittleren Abstufungen unternommenen Versuche von Neiglick. Drei rotirende Scheiben *d*, *v*, *h* wurden, wie es Fig. 113 im

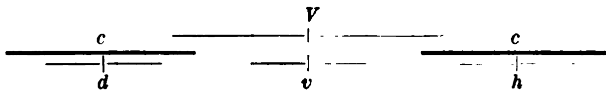


Fig. 113.

Grundriss zeigt, neben einander aufgestellt. Die beiden äußeren Scheiben *d* und *h* bestanden in jedem Versuch aus einem constanten Verhältniss schwarzer und weißer Sectoren, so aber, dass die dunklere *d* und die hellere *h* um einen erheblich übermerklichen Unterschied von einander entfernt waren. Die mittlere Scheibe *v* konnte in jedem Versuch so variirt werden, dass man sie durch stetige Abstufung genau auf die Empfindungsmitte zwischen *d* und *h* einstellte.

1) Fechner, Phil. Stud. IV, S. 181.
2) Ebbinghaus, Sitz.-Ber. der Berl. Akad. 1. Dezbr. 1887.

Außerdem rotirten *d* und *h* jede vor einem Hintergrund *c*, dessen Helligkeit derjenigen der vor ihm stehenden Scheibe gleich war, *v* aber vor einem Hintergrund, der durch eine größere rotirende Scheibe hergestellt war, und dessen Helligkeit fortwährend entsprechend *v* verändert wurde [1]). Für die Herstellung von Hintergründen gleicher Helligkeit zur Elimination äußerer Contrasteinflüsse bedient man sich übrigens am besten des oben in Fig. 111 dargestellten großen Rotationsapparates, vor welchem die kleineren rotirenden Scheiben *d*, *v*, *h* aufgestellt werden, während die Sectorenverhältnisse je einer vorderen und einer als Hintergrund dienenden Scheibe einander gleich gemacht werden. Damit man große Scheiben als Hintergrund auffasst, dürfen aber die kleinen nicht etwa an demselben Rotationsapparat angebracht werden.

Die folgende Zusammenstellung gibt schließlich einige Beispiele der an MASSON'schen Scheiben nach der Methode der Minimaländerungen (I) sowie der bei verschiedenen Verfahrungsweisen nach der Methode der mittleren Abstufungen gewonnenen Ergebnisse (II und III). In I ist die stärkste der angewandten Lichtintensitäten *i*, bei welcher die MASSON'sche Scheibe ohne verdunkelnde Gläser gesehen wurde, = 1000 gesetzt; in II und III bezeichnen i_1 und i_2 die beiden Grenzreize, i_m den als den mittleren geschätzten Reiz; i_g, i_a, f_g und f_a haben analoge Bedeutung wie auf S. 366.

I. Methode der Minimaländerungen (KRAEPELIN)[2]).

i		1000	706,59	593,78	388,44	386,44	305,58	96,22	78,48	9,61
$\frac{\Delta i}{i}$	rechts	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{120,9}$	$\frac{1}{117,6}$	$\frac{1}{117,4}$	$\frac{1}{109,1}$
	links	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{108,7}$	$\frac{1}{98,4}$	$\frac{1}{98,3}$	$\frac{1}{62}$

II. Methode der mittleren Abstufungen (NEIGLICK)[3]).

$i_2 =$	$i_1 =$													
27,8	1,00	3,97	4,53	5,93	6,39	8,44	15,14	21,84	34,5	42,31	44,99	54,22	65,02	68
i_m	6,24	11,33	11,70	12,91	13,36	15,55	20,91	24,54	30,23	34,59	36,68	40,79	43,66	43,62
i_g	5,27	10,46	11,22	12,91	13,32	15,32	20,51	24,64	30,96	34,29	35,30	38,82	42,50	43.47
i_a	14,4	15,9	16,1	16,8	17,0	18,1	21,4	24,8	31,1	35,0	36,3	41,0	46.4	47,9
f_g	+0,185	+0,083	+0,043	±0,000	+0,003	+0,015	+0,019	−0,004	−0,023	+0,009	+0,039	+0,050	+0,027	+0,003
f_a	−0,566	−0,287	−0,272	−0,231	−0,214	−0,141	−0,023	−0,015	−0,028	−0,012	+0,015	−0,005	−0,059	−0,089

1) ALFR. LEHMANN, Phil. Stud. III, S. 499. NEIGLICK ebend. IV, S. 32.
2) KRAEPELIN, Phil. Stud. II, S. 311.
3) NEIGLICK, ebend. IV, S. 63 Tab. VI.

III. Methode der mittleren Abstufungen (MERKEL)[1].

	$i_1 =$					
$i_2 = 0{,}5$	1536	384	96	32	8	2
i_m	149,9	68,5	24,8	10,44	3,56	1,17
i_g	27,7	13,85	6,92	4	2	1
i_a	768,25	192,95	48,25	16,25	4,25	1,25
f_g	+ 6,36	+ 3,96	+ 2,58	+ 1,61	+ 0,78	+ 0,17
f_a	— 0,75	— 0,64	— 0,49	— 0,36	— 0,16	— 0,06

Man ersieht hieraus, dass die Methode der Minimaländerungen innerhalb ziemlich weiter Grenzen eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem WEBER-schen Gesetze ergibt; nur bei den kleinsten Lichtintensitäten zeigt sich eine untere Abweichung. Die Methode der mittleren Abstufungen dagegen ergibt nur bei geringeren Distanzen der Grenzreize ein annäherndes Zusammenfallen des geschätzten mittleren Reizes i_m mit dem geometrischen Mittel i_g (II); bei größeren Reizintervallen liegt i_m zwischen i_g und i_a, nähert sich aber mehr dem letzteren (III). Uebrigens sind die Ergebnisse von NEIGLICK und MERKEL nicht direct vergleichbar, weil bei den letzteren eine successive Schätzung der Reize stattfand. NEIGLICK stellte fest, dass bei den von ihm eingehaltenen Versuchsbedingungen die Uebereinstimmung mit dem WEBER'schen Gesetz am vollständigsten für diejenigen Lichtstärken war, deren Contrast zugleich ein Maximum erreichte. Dies weist auf eine Beziehung des WEBER'schen Gesetzes zu den Contrasterscheinungen hin, auf welche wir bei diesen zurückkommen werden. (Vgl. Cap. IX, 4.)

Sehr viel größere Schwankungen der Unterschiedsempfindlichkeit, als sie in den obigen Versuchen beobachtet wurden, erhielten A. KÖNIG und BRODHUN bei Untersuchungen, die sie mittelst des Polarisationsphotometers nach der Methode der eben merklichen Unterschiede anstellten. $\frac{\Delta i}{i}$ betrug (an K.'s normalem Auge) in seinen kleinsten Werthen bei mäßigen Lichtreizen (50000—1000 der gewählten Einheit) etwa $^1/_{60}$, und erhob sich bei der größten Intensität (1 Million) auf $^1/_{28}$, bei der niedersten (0,02) auf $^2/_3$. Uebrigens dürften letztere Werthe wesentlich auf Rechnung der Methode zu setzen sein, in welcher jedenfalls auch die von allen andern Beobachtungen abweichende Größe der Unterschiedsschwelle ihren Grund hat.

Die Versuche einer Bestimmung der Reizschwelle für farbloses Licht werden sämmtlich dadurch unsicher, dass das sogenannte Eigenlicht der Netzhaut offenbar erhebliche Schwankungen darbietet. Außerdem ist bei diesen Bestimmungen meist auf den Einfluss der Bildgröße keine Rücksicht genommen. Das von CHARPENTIER nachgewiesene Wechselverhältniss von Bildgröße und Lichtstärke, wonach die letztere, um über der Reizschwelle zu bleiben, in gleichem Verhältnisse wachsen muss, als die beleuchtete Oberfläche abnimmt,

1) Phil. Stud. IV, S. 568 Tab. XIII.

hängt wahrscheinlich mit der Irradiation heller Objecte auf dunklem Grunde zusammen. Die Irradiation, die auf den das Bild eines weißen Objectes umgebenden Zerstreuungskreisen beruht und in gewissem Grade auch im normal accommodirten Auge vorkommt, bewirkt nämlich eine Vergrößerung des Bildes, indem derjenige Theil des Zerstreuungskreises, dessen Lichtstärke von der des eigentlichen Bildes nicht unterschieden werden kann, zu dem Bilde hinzugefügt wird. Die so bewirkte Vergrößerung ist, wie Alfr. Lehmann in Aubert's sowie in eigenen Versuchen bestätigt fand, so lange unabhängig von dem Gesichtswinkel des Objectes, als das Verhältniss $\frac{a}{i}$ zwischen den Helligkeiten a und i des Grundes und des Objectes constant bleibt, wogegen die Irradiationszunahme wächst, wenn $\frac{a}{i}$ abnimmt, sei es dass a ab- oder i zunimmt. Wenn nun Objecte unter einem so kleinen Gesichtswinkel gesehen werden, dass der Durchmesser des Zerstreuungskreises größer ist, als das ideelle Netzhautbild, so wächst, so lange $\frac{a}{i}$ constant ist, die Irradiationszunahme dergestalt mit abnehmendem Gesichtswinkel, dass die scheinbare Größe des Objectes constant bleibt. Innerhalb dieser Grenzen werden also Abnahme des Gesichtswinkels und Abnahme der Helligkeit des Objectes in ihren Wirkungen einander äquivalent sein, indem durch beide lediglich die Helligkeit des Bildes vermindert wird; jede Abnahme des Gesichtswinkels wird demgemäß durch eine proportionale Zunahme der Lichtstärke compensirt werden können und umgekehrt [1]).

Die Unterschiedsempfindlichkeit für einfarbige Strahlen bestimmten A. König und Brodhun mittelst des Polarisationsphotometers bei verschiedenen Lichtstärken. Für eine mittlere Lichtstärke i (500 der gewählten Einheit) ergaben sich für König's Auge bei 6 verschiedenen Wellenlängen die folgenden Werthe der relativen Unterschiedsschwelle $\frac{\Delta i}{i}$, denen zugleich die mittelst des nämlichen Apparates bestimmten absoluten Reizschwellen S beigefügt sind.

Wellenlänge in Milliontheilen eines mm	670 (Roth)	605 (Orange)	575 (Gelb)	505 (Grün)	470 (Blau)	430 (Indigblau)
$\frac{\Delta i}{i}$	$\frac{1}{48,5}$	$\frac{1}{45,7}$	$\frac{1}{48,8}$	$\frac{1}{50,8}$	$\frac{1}{53,5}$	$\frac{1}{45,9}$
S	0,060	0,0056	0,0029	0,00017	0,00012	0,00012

Hiernach zeigt die Unterschiedsschwelle bei den verschiedenen Farben keine erheblichen Abweichungen. Aber auch hier steigt sie bei starken und besonders bei sehr geringen Intensitäten, wobei übrigens auffallend ist, dass König und Brodhun die untere Zunahme für weißes Licht sehr viel bedeutender fanden als für sämmtliche einzelne Farben. Wesentlich anders als die Unterschiedsempfindlichkeit verhält sich, wie die Werthe von S zeigen, die absolute Lichtempfindlichkeit, die im Roth am kleinsten ist und dann mit abnehmender

1) Alfr. Lehmann, Pflüger's Arch. XXXVI, S. 580.

Wellenlänge fortwährend zunimmt. Für Weiß fanden die nämlichen Beobachter einen Schwellenwerth von 0,00072, der also etwa in der Mitte der obigen Werthe von S lag[1]).

Auf den Seitentheilen der Netzhaut sinkt die Unterschiedsempfindlichkeit bedeutend, scheint aber in Bezug auf die einzelnen Farben ähnliche Unterschiede wie im directen Sehen darzubieten[2]).

Die Reizschwelle für Farben weicht ab von der Reizschwelle für farblose Lichterregungen, denn alle Farben erscheinen bei geringer Helligkeit farblos. Der Intensitätszuwachs, welcher zu der die Helligkeitsempfindung erzeugenden Lichtstärke hinzutreten muss, um die Farbenempfindung auszulösen, ist aber für die weniger brechbaren Farben ein weit geringerer als für die brechbareren. Während nach Charpentier bei Roth die Farbenschwelle etwa nur doppelt so groß als die Helligkeitsschwelle ist, erreicht sie im Violett die 160fache Größe derselben. Ebenso verhalten sich die zur Farben- und zur Helligkeitsunterscheidung von Punkten erforderlichen Lichtstärken. Dagegen ist das Verhältniss zwischen der Lichtmenge, welche die Erkennung einer Farbe, und derjenigen, welche die Unterscheidung eines mit derselben Farbe beleuchteten Punktes gestattet, nach Charpentier annähernd constant und zwar ist die letztere etwa viermal so groß als die erste[3]).

3) Druck- und Bewegungsempfindungen. Die hierher gehörigen Versuche von E. H. Weber haben die erste Unterlage des von ihm aufgestellten Gesetzes gebildet. Weber's eigene nach der Methode der eben merklichen Unterschiede ausgeführte Beobachtungen sind freilich wenig zahlreich und stehen nur theilweise mit seinem Gesetze in Uebereinstimmung[4]). Die Empfindlichkeit für Druckunterschiede bestimmte er theils durch gleichzeitige Belastung beider Hände mit verschiedenen Gewichten, theils indem diese successiv auf eine und dieselbe Hand aufgesetzt wurden. Im ersten Fall betrug der relative Unterschied durchschnittlich $^1/_3$, im zweiten nur $^1/_{14}$—$^1/_{30}$. Auch zeigte es sich, dass fast alle Personen geneigt sind, zwei gleiche Gewichte mit beiden Händen verschieden zu schätzen, wobei die meisten das links liegende für das größere halten. Feiner ist das Unterscheidungsvermögen für Gewichte, wenn solche durch Heben geschätzt werden, wobei die Bewegungsempfindung mit der Druckempfindung zusammenwirkt. So fand Weber bei Benutzung beider Hände eine Unterschiedsempfindlichkeit von $^1/_{15}$—$^1/_{20}$. Wurden durch successive Hebung mit einer Hand zwei Gewichte verglichen, so konnte noch ein Unterschied von $^1/_{40}$ erkannt werden. Doch ist bei allen diesen Versuchen

1) König und Brodhun, Sitz.-Ber. der Berl. Akad. 26. Juli 1888 und 27. Juni 1889.
2) Dobrowolsky, Pflüger's Archiv XII, S. 441 ff.
3) Aubert, Physiologie der Netzhaut, S. 124 ff. Chodin, Ueber die Abhängigkeit der Farbenempfindungen von der Lichtstärke. Jena 1877. Charpentier, Compt. rend. XCVI, p. 858, 1079. Arch. d'Ophth. 1884, p. 291.
4) Annotationes anatomicae (Progr. collecta). Prol. XII (1831). Tastsinn und Gemeingefühl S. 543 f.

auf den Einfluss der Ermüdung und anderer Fehlerquellen sowie auf das Gewicht des hebenden Armes keine Rücksicht genommen[1]).

Umfangreichere Versuche über die Unterscheidung von Gewichten vermittelst der Hebung derselben auf eine bestimmte constant erhaltene Höhe wurden von Fechner[2]) nach der Methode der richtigen und falschen Fälle ausgeführt. Sie ergaben bei mäßigen Gewichten eine annähernde Constanz der Unterschiedsempfindlichkeit, wogegen diese bei größeren Gewichten erheblich zunahm. Auch bei diesen Versuchen bedingte jedoch der Einfluss des Armgewichtes einen constanten Fehler, dessen Elimination zweifelhaft blieb. Um diesen Einfluss ganz zu vermeiden, bediente sich daher Merkel[3]) eines nach dem Princip einer Laufgewichtswage construirten Apparates, bei welchem die Bewegung des Gewichtes durch Fingerdruck erzeugt wurde[4]). Hierbei ergab die Methode der Minimaländerungen zwischen den Gewichtsgrenzen 100 und 1000 oder 200 und 2000 g eine fast vollkommene Uebereinstimmung mit dem Weber'schen Gesetze, während bei kleineren Gewichten die relative Unterschiedsschwelle größer, bei größeren aber kleiner gefunden wurde. Bei der Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen fand sich auch hier in Merkel's Versuchen das Weber'sche Gesetz nicht bewährt, sondern die geschätzte Reizmitte lag zwischen der arithmetischen und der geometrischen Mitte der Grenzreize, näherte sich aber mehr der ersteren. Bei allen diesen Versuchen wirken übrigens Druck- und Bewegungsempfindungen zusammen, und es lässt sich weder bestimmen, welchen Antheil die einen und die anderen an der resultirenden Empfindung besitzen, noch können insbesondere die Bewegungsempfindungen in die verschiedenartigen Componenten, die in sie eingehen (Gelenk-, Haut-, Muskelempfindungen), zerlegt werden. Ebenso ist der Einfluss der zeitlichen Veränderungen dieser Empfindungscomponenten während der Ausführung der Bewegung nicht sicher zu bestimmen.

Die Reizschwelle für Druckgrößen suchten Aubert und Kammler[5]) für verschiedene Hautstellen zu bestimmen. Sie fanden dieselbe am kleinsten für Stirn, Schläfen und Dorsalseite der Vorderarme und Hände, nämlich = 0,002 g. Sie stieg an der Volarseite des Vorderarms auf 0,003, an Nase, Lippen, Kinn und Bauch auf 0,005, an der Volarfläche der Finger

1) Das nämliche gilt von Versuchen, die Biedermann und Löwit unter Hering's Leitung ausführten. Vgl. Hering, Wiener Sitzungsber. 3. Abth. LXXII, S.-A. S. 87 ff.

2) Fechner, Elemente der Psychophysik. I, S. 190 ff.

3) Merkel, Phil. Stud. V, S. 253 ff.

4) Aehnliche Vorrichtungen haben schon zuvor für Drucksinnmessungen in pathologischen Fällen Dohrn (Zeitschr. f. ration. Med. 3. R. X. S. 337) und Bastelberger (Experimentelle Prüfung der zur Drucksinnmessung angewandten Methoden, Stuttgart 1879) angewandt.

5) Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, V, S. 145.

variirte sie zwischen 0,005 und 0,015, auf den Fingernägeln und an der Fersenhaut erreichte sie 1 g. Diese Zahlen machen es sehr wahrscheinlich, dass die Variationen der Reizschwelle hier einzig und allein von der Dicke der die sensibeln Nervenendigungen bedeckenden Oberhaut abhängen.

Die Reizschwelle für Bewegungen ermittelte A. GOLDSCHEIDER[1]), indem er unter Fixirung des betreffenden Körpertheils und Freilassung des zu bewegenden Gelenkes zunächst passiv durch ziehende Gewichte minimale Bewegungen ausführen und auf einem rotirenden Cylinder sich selbst registriren ließ, während Druckempfindungen der Haut möglichst ausgeschlossen waren. Es fand sich so für die empfindlichsten Gelenke (Hand, Schulter, Mittelhand, Ellbogen) bei günstigster Geschwindigkeit eine Reizschwelle von 0,22—0,60°, bei den unempfindlicheren Gelenken (Hüfte, Knie, Fingerglieder, Fuß) eine solche von 0,50—1,30°. Bei activen Bewegungen ward diese Schwelle nicht merklich verändert. Auch ist sie unabhängig von der Ausgangslage.

Wegen der einfachen Messbarkeit der zur Anwendung kommenden äußern Reize, der Gewichte, haben die Druck- und Bewegungsempfindungen das früheste Untersuchungsgebiet für die Ermittelung der Verhältnisse der Empfindungsintensität gebildet. Leider aber sind sie zugleich wegen der verwickelten subjectiven Bedingungen der Reizeinwirkung das ungünstigste. Bedient man sich der Gewichte lediglich als einfacher Druckreize, die auf eine ruhend fixirte Hautstelle einwirken, so ist die Empfindung nicht bloß von der Ausdehnung der Berührungsfläche, sondern auch von der Bewegungsenergie des Gewichtes im Moment der Berührung in einer Weise abhängig, die noch der nähern Untersuchung bedarf. Die Bewegungsempfindungen aber sind, wie wir unten (Cap. IX) sehen werden, so zusammengesetzt und zugleich mit der Geschwindigkeit der Bewegung und der Lageänderung der bewegten Glieder so sehr zeitlich wie räumlich veränderlich, dass ihre Analyse zu den verwickeltsten Empfindungsproblemen gehört, und daher an die Feststellung einer einigermaßen sicheren, von sonstigen Einflüssen freien Beziehung zwischen Empfindungs- und Reizintensität kaum gedacht werden kann. Es hat darum auch die Feststellung der Grenzen, innerhalb deren eine bestimmte Gesetzmäßigkeit nachweisbar ist, nur einen beschränkten Werth. Doch mag zur Veranschaulichung der hier stattfindenden Verhältnisse je ein Versuchsbeispiel nach einer der Hauptmethoden angeführt werden. Die Versuche nach der r- und f-Methode sind vornehmlich deshalb von Interesse, weil sie die ersten sind, die FECHNER zu einer eingehenden experimentellen Untersuchung der Methode selbst verwerthet hat. In I haben r und Δr die frühere Bedeutung. In II bezeichnet $\uparrow$ die aufsteigende, $\downarrow$ die absteigende Reihenfolge der Versuche: dort wurde von den kleineren zu den größeren Gewichten übergegangen, hier umgekehrt. Unter $\uparrow$ und $\downarrow$ steht die Zahl der Fälle r' $(= r + \frac{g}{2})$ jeder Versuchsgruppe; die Zahl

1) GOLDSCHEIDER, Arch. für Physiol. 1889 S. 369 ff. Suppl. S. 141 ff.

der Fälle jeder Gruppe war = 1024, die Gesammtsumme = 4096. In der verticalen Summenreihe sind alle zu einem Gewicht gehörigen r', in der horizontalen alle zu einer Reihenfolge ↑ oder ↓ gehörigen addirt. Die beiden letzten Columnen enthalten endlich die nach S. 350 berechneten Werthe hD, wobei die Fälle der aufsteigenden und der absteigenden Versuchsreihen mit einander combinirt sind. Die Uebereinstimmung mit dem Weber'schen Gesetze ist in beiden Fällen eine viel unvollkommenere als bei den Schall- und Lichtversuchen. Dies erhellt in I aus den Werthen $\frac{\varDelta r}{r}$, in II aus der nur annähernden Constanz der bei verschiedenen Größen von P, aber gleichbleibendem D erhaltenen Werthe von r' sowie aus der entsprechenden unvollkommenen Constanz der zu jedem D gehörigen Werthe hD[1]).

I. Methode der Minimaländerungen. (Merkel)[2]).

r	1	2	5	10	20	50	100	200	500	1000	2000	4000
$\varDelta r$	0,206	0,316	0,600	0,910	1,480	2,8	6,4	10,8	25	57	80	100
$\frac{\varDelta r}{r}$	$\frac{1}{4,9}$	$\frac{1}{6,3}$	$\frac{1}{8,3}$	$\frac{1}{11}$	$\frac{1}{13,5}$	$\frac{1}{17,9}$	$\frac{1}{15,6}$	$\frac{1}{18,5}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{17,5}$	$\frac{1}{25}$	$\frac{1}{40}$

1) Nicht völlig im Einklang mit diesen Ergebnissen stehen anscheinend die umfangreichen Versuche, die Fullerton und Cattell (On the Perception of small Differences, Philadelphia 1892) theils nach andern Methoden, theils und vornehmlich aber nach der Methode der mittleren Fehler über Bewegungsempfindungen ausführten, und in denen sie außer der Kraft auch die Zeit und den Umfang der Bewegung mannigfach variirten. Diese Forscher substituiren nämlich auf Grund ihrer Versuche dem Weberschen Gesetz die Regel, »dass der Beobachtungsfehler überall mit der Quadratwurzel der zu messenden Größe zu wachsen strebe« (p. 25). Doch zeigt eine nähere Betrachtung der Versuchstechnik, dass die hier speciell in Frage kommenden Versuche über die Kraft der Bewegung mit den Ergebnissen anderer Beobachter wegen der völlig abweichenden und complicirteren Bedingungen nicht vergleichbar sind. Die genannten Forscher bedienten sich nämlich eines Feder-Dynamometers, dessen Widerstand während der Bewegung zunahm (p. 66). Es wurden also nicht in jedem Versuch zwei constant bleibende Gewichte p und p', sondern zwei stetige Gewichtsänderungen p_0 bis p_1 und p'_0 bis p'_1 mit einander verglichen. Das Analoge auf andern Sinnesgebieten würde es z. B. sein, wenn man zwei allmählich anschwellende Töne oder Lichtstärken vergleichen wollte. Es lässt sich von vornherein erwarten, dass unter so verwickelten Bedingungen abweichende Resultate gewonnen werden. Zu einer Beurtheilung des Einflusses der einzelnen hierbei mitwirkenden Factoren fehlen aber noch die erforderlichen Unterlagen.

2) Phil. Stud. V, S. 261, Tab. VIII.

II. Methode der richtigen und falschen Fälle (Zweihändige Reihe). (Fechner)[1].

P	$D = 0{,}04\,P$ ↑	$D = 0{,}04\,P$ ↓	$D = 0{,}08\,P$ ↑	$D = 0{,}08\,P$ ↓	Summe	hD: $D = 0{,}04\,P$	hD: $D = 0{,}08\,P$
300	612	614	714	720	2660	2023	3918
500	586	649	701	707	2643	1965	3705
1000	629	667	747	753	2796	2530	4637
1500	638	683	811	781	2913	2774	5910
2000	661	682	828	798	2969	2966	6034
3000	685	650	839	818	2992	3296	6320
Summe	3811	3945	4640	4577	16973	15554	30274

4) Temperaturempfindungen. Die Feststellung quantitativer Beziehungen hat bei ihnen mit größeren Schwierigkeiten zu kämpfen als in irgend einem andern Sinnesgebiet. Wir empfinden weder jedes Steigen der Temperatur als Wärme noch jedes Sinken derselben als Kälte, sondern den Ausgangspunkt der Temperaturempfindungen bildet die Eigenwärme der Haut. Sobald eine Hautstelle über diesen ihren physiologischen Nullpunkt erwärmt wird, entsteht Wärmeempfindung, sobald sie unter denselben abgekühlt wird, Kälteempfindung. Dabei ist aber dieser Nullpunkt selbst nicht unveränderlich, sondern die Haut adaptirt sich bis zu einem gewissen Grade der Außentemperatur; der physiologische Nullpunkt sinkt also in der Kälte und steigt in der Wärme[2]. Am empfindlichsten ist die Haut für Temperaturschwankungen, die jenem Punkte nahe gelegen sind. Die abweichenden Resultate, die verschiedene Beobachter hinsichtlich jener günstigen Temperaturgrade erhielten, sind wahrscheinlich durch individuelle Abweichungen in der Lage des physiologischen Nullpunktes bedingt. So fand Fechner die feinste Unterschiedsempfindlichkeit der Fingerhaut zwischen 10 und 20° R. (12—25° C.), wo dieselbe fast den Angaben eines feinen Quecksilberthermometers nahe kam[3]. Andere Beobachter fanden höhere Temperaturgrenzen für die Maximalempfindlichkeit: so Lindemann 26—39° C., Nothnagel damit ziemlich übereinstimmend 27—33° C., und Alsberg sogar 35—39° C.[4]. Je nach der Körperstelle

1) Elemente der Psychophysik, I, S. 186, 193.

2) Hering, Grundzüge einer Theorie des Temperatursinns (Sitzungsber. der Wiener Akad. III. Abth., LXXV), S. 8 ff.

3) Die kleinsten von Fechner (Psychophysik, I, S. 203) gefundenen Unterschiede betragen $^1/_{10}$° R. E. H. Weber (Tastsinn und Gemeingefühl, S. 554) gibt $^1/_5$—$^1/_6$° R. an.

4) Lindemann, De sensu caloris Dissert. Halis 1857. Nothnagel, Deutsches Archiv für klin. Medicin, II, S. 284. Alsberg, Ueber Raum- und Temperatursinn. Dissert. Marburg 1863. Dessoir, Arch. f. Physiol. 1892, S. 298.

ist übrigens die Temperaturempfindlichkeit eine verschiedene, und sie scheint hauptsächlich von der Dicke der Epidermis abzuhängen[1]. Ferner fand E. H. Weber, dass sowohl die Wärme- wie die Kälteempfindung mit der Größe der empfindenden Fläche zunimmt, und dass Temperatur- und Druckempfindung insofern in einer gewissen Wechselbeziehung stehen, als kalte Körper vom gleichen Gewicht schwerer zu sein scheinen als warme[2].

Alle diese Momente bedingen eine Veränderlichkeit der Temperaturempfindungen, welche messende Untersuchungen über die Abhängigkeit der Empfindungsintensität von der Reizstärke in hohem Grade erschwert. Die Reizstärke ist ja hier nicht allein mittelst der objectiven Temperatur zu messen, sondern es kommt bei ihr stets der physiologische Nullpunkt der Empfindungen wesentlich in Betracht, und der letztere ist in Folge der Adaptation, welche durch die Versuche selbst herbeigeführt wird, fortwährend veränderlich. Aus diesem Grunde lässt sich aus den vorliegenden Beobachtungen nur schließen, dass mit der Entfernung von jenem Nullpunkte die Unterschiedsempfindlichkeit geringer wird. Die von Fechner für den Gang der Wärmeempfindungen nach der Methode der eben merklichen Unterschiede gewonnenen Zahlen stimmen zwar mit dem Weber-schen Gesetze annähernd überein, wenn man mit Fechner die Mitteltemperatur zwischen Frostkälte und Blutwärme (14,77° R.) als physiologischen Nullpunkt annimmt. Diese Annahme ist aber willkürlich, und es sind daher jedenfalls zur Entscheidung der Frage neue Versuche erforderlich, bei denen auf die Eigenwärme der Haut und die stattfindende Adaptation die nöthige Rücksicht genommen wird[3].

5) Geschmacksempfindungen. Von den Empfindungen der beiden niederen chemischen Sinne gestattet höchstens der Geschmackssinn eine Untersuchung in Bezug auf die gegenseitigen Beziehungen der Reiz- und Empfindungsstärke. Hier fand W. Camerer in Versuchen mit Kochsalz- und Chininlösung, die er nach der Methode der richtigen und falschen Fälle ausführte, das Weber'sche Gesetz in zureichender Annäherung bestätigt. Als ein störender Factor der Beobachtungen, welcher daher möglichst fernzuhalten war, erwies sich der Contrast verschiedener Empfindungen

---

1) E. H. Weber a. a. O. S. 552. Nothnagel a. a. O.

2) Weber, ebend. S, 551, 554.

3) Auf der andern Seite ist übrigens offenbar auch auf die Angabe von Weber, dass er bei den Temperaturen zwischen 14° R. und der Blutwärme den eben merklichen Unterschied von ungefähr gleicher absoluter Größe gefunden habe (a. a. O. S. 554), eine Angabe, die Weber's eigenem Gesetz direct widerstreiten würde, kein besonderes Gewicht zu legen, da Weber's Bestimmungen nur approximative waren und bei ihnen wegen der successiven Vergleichung der verschieden temperirten Flüssigkeiten mit dem nämlichen Finger die Nachwirkungen der Temperaturreize in hohem Grade störend sein mussten.

mit einander. Bei größerer Concentrationsänderung der Lösungen soll nach Fr. Kepler mit wachsender Concentration die Unterschiedsempfindlichkeit bei Sauer und Süß ab-, bei Salzig und Bitter dagegen zunehmen; doch ist es wahrscheinlich, dass dieses Ergebniss in bleibenderen physiologischen Veränderungen der Geschmacksfläche seinen Grund hat[1]). Außerdem liegen Beobachtungen über die Reizschwelle des Geschmackssinnes gegenüber verschiedenen schmeckbaren Stoffen vor. Hiernach ist dieselbe im allgemeinen am kleinsten an der Zungenspitze; etwas weniger empfindlich sind Seitenränder und Basis der Zunge, am unempfindlichsten für Geschmacksreize ist endlich der Zungenrücken. An jeder der empfindlichen Stellen scheinen aber wieder verschiedene Endorgane eine ungleiche Reizbarkeit gegenüber den einzelnen Geschmacksstoffen zu besitzen[2]). Bestätigt hat sich übrigens auch hier die bei den Licht- und Temperaturempfindungen erwähnte Thatsache, dass bei gleich bleibender Reizstärke die Intensität der Empfindung zunimmt mit der Größe der gereizten Oberfläche.

Ueberblicken wir hiernach die Gesammtheit der für die verschiedenen Sinnesgebiete gemachten Ermittelungen, so lässt sich nicht verkennen, dass überall, wo überhaupt die Verhältnisse der Reizstärke und der Reizeinwirkung in zureichend exacter Weise beherrscht werden können, das Weber'sche Gesetz wenigstens eine annähernde Geltung beanspruchen darf. Am genauesten und im weitesten Umfang stimmen mit demselben die Schallversuche überein; begrenzter ist seine Geltung für Lichtstärken, Druck- und Bewegungs- sowie für Geschmacksempfindungen, völlig unsicher ist sie in Bezug auf die Temperatureindrücke, während über die Geruchs- und Gemeinempfindungen Untersuchungen überhaupt nicht vorliegen, auch schwerlich solche ausführbar sind. Betrachtet man dieses Ergebniss ohne Rücksicht auf die speciellen physiologischen Bedingungen der Reizung, so erscheint der Ausspruch gerechtfertigt, dass das Weber'sche Gesetz eine allgemeine Geltung nicht besitze, dass es nur für gewisse Sinnesgebiete, und für die meisten derselben überdies nur innerhalb gewisser Grenzen zutreffe[3]). Günstiger gestaltet sich die Sache, wenn man die physiologischen Eigenschaften der einzelnen Sinnesorgane in Rücksicht zieht. Dann fällt offenbar der Umstand ins Gewicht, dass gerade derjenige Sinn, bei dem die physiologischen Einrichtungen am genauesten den äußeren Reizen an-

1) W. Camerer, Pflüger's Archiv, II, S. 322, Zeitschrift für Biologie, XXI, S. 570. Fr. Kepler, Pflüger's Archiv, II, S. 449.

2) Öhrwall, Skandinav. Arch. f. Physiol. II, S. 46 ff. Ueber die Frage der specifischen Empfindlichkeit der einzelnen Endorgane des Geschmackssinns vergl. unten Cap. IX, 2. Ueber die Empfindlichkeit des Geruchssinns vgl. einige Angaben bei Aronsohn, Pflüger's Arch. XL, S. 321.

3) G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 224.

gepasst sind und physiologische Transformationen der Erregung sowie Nachwirkungen derselben am wenigsten in Betracht kommen, der Gehörssinn, auch die umfassendste Bestätigung des Gesetzes darbietet. Unter verwickelteren Bedingungen befindet sich der Gesichtssinn. Dass die Intensität des photochemischen Processes, in welchem hier höchst wahrscheinlich die Nervenreizung besteht, der Lichtstärke annähernd proportional sei, ist jedenfalls nur innerhalb engerer Grenzen anzunehmen. Außerdem werden durch die lange Nachdauer der Reizung, die selbst im Dunkeln andauernden subjectiven Lichterscheinungen, endlich durch den Vorgang der Adaptation für wechselnde Lichtstärken die Beobachtungen so complicirt, dass es schwierig ist, für Reize von sehr verschiedener Stärke constante physiologische Bedingungen herzustellen. Wird aber auf alle jene Momente Rücksicht genommen, so ergibt sich auch hier innerhalb ziemlich weiter Grenzen der Reizstärke eine große Constanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit. Aehnlich dürfte bei den Temperaturversuchen die Schwierigkeit wesentlich in den Eigenschaften des Sinnesorgans zu suchen sein, in der Veränderlichkeit des physiologischen Nullpunktes, den Vorgängen der Adaptation, der raschen Ermüdung, welche hohe und niedere Temperaturen herbeiführen; auch führt hier die Ausführung der Versuche wegen der schwierigeren Beherrschung der Temperaturreize größere Fehler mit sich. Leichter sind diese bei der Untersuchung der Druck- und Bewegungsempfindungen zu vermeiden, obgleich es in den bisherigen Beobachtungen noch nicht vollständig geschehen ist. Die nähere Erwägung dieser Verhältnisse führt zu dem Resultat, dass die allgemeine Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes für die Empfindungen zwar bis jetzt durch die Erfahrung nicht strenge bewiesen ist, auch schwerlich jemals für alle Sinnesgebiete zu beweisen sein wird, dass aber ebenso wenig auf Grund der Erfahrung die Wahrscheinlichkeit seiner allgemeinen Geltung bestritten werden kann.

In einer Beziehung ist jedoch dieses Gesetz an eine beschränkende Bedingung gebunden: es setzt die Anwendung bestimmter psycho-physischer Methoden voraus, während sich bei andern Verfahrungsweisen statt desselben eine annähernde Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung herausstellt. Als die für das Weber'sche Gesetz günstigen Methoden lernten wir die Methode der Minimaländerungen und die beiden Fehlermethoden kennen, während die mittleren Abstufungen nur dann ein mit dem Gesetze übereinstimmendes Resultat ergaben, wenn der mittlere Reiz r_m unregelmäßig variirt wurde, und die Zeitlage der beiden Grenzreize r_u und r_o fortwährend wechselte. Wurde dagegen r_m in minimalen Aenderungen und jeweils in einer Richtung bis zur Gewinnung der Empfindungsmitte abgestuft, so wurden die Resultate entweder unregel-

mäßig, oder es stellte sich innerhalb gewisser Grenzen eine ziemlich genaue Proportionalität zum Reize heraus. Hiernach kann die Bedingung für das Eintreffen des Weber'schen Gesetzes nicht etwa darin bestehen, dass eine Empfindung mit einer von ihr nur wenig verschiedenen verglichen wird; denn bei den ersten der oben erwähnten Arten mittlerer Abstufungen handelt es sich um die Vergleichung größerer Intensitätsunterschiede. Vielmehr liegt der wesentliche Unterschied der für das Gesetz günstigen und der für dasselbe ungünstigen Methoden nur darin, dass bei jenen der Normalreiz wechselt, zu dem ein bestimmter Vergleichsreiz in Beziehung gebracht wird, während bei diesen der Normalreiz in einer größeren Anzahl zusammengehöriger Verfahren constant bleibt. Dieser objective Unterschied weist aber auf einen entsprechenden Unterschied in den Bedingungen der subjectiven Vergleichung hin, der bei der Frage nach der Bedeutung des Weber'schen Gesetzes ins Gewicht fallen wird.

Der hervorgehobene Unterschied in den methodischen Vorbedingungen der Versuche ergibt sich unmittelbar aus den früheren Bemerkungen über die einzelnen psychophysischen Methoden (S. 340 ff.). Bei der Methode der Minimaländerungen werden zu einer Reihe von Reizstärken r_1, r_2, r_3 . . . r_n die Reizzuwüchse Δr_1, Δr_2, Δr_3 . . . Δr_n gesucht, welche der Unterschiedsschwelle entsprechen: hier ist also für jede einzelne Bestimmung der Normalreiz r, zu dem der minimal verschiedene Vergleichsreiz $r + \Delta r$ gesucht wird, ein anderer. Analog ist dies bei der Methode der mittleren Fehler der Fall, die ja, wie S. 347 bemerkt, mit der Bestimmung des Gleichheitspunktes bei der vorigen Methode nahe verwandt ist. Ebenso wird aber auch bei der Methode der richtigen und falschen Fälle zuerst für zwei wenig verschiedene Intensitäten i und i_1, dann für ein zweites i' und i'_1 u. s. w., also wiederum bei wechselnden Normalreizen das Präcisionsmaß h festgestellt. Dagegen bietet die Methode der mittleren Abstufungen in den zwei früher (S. 345) erörterten Unterarten ihrer Anwendung wesentlich verschiedene Bedingungen dar. Bei stetiger Variation des mittleren Reizes bleibt während einer ganzen Versuchsreihe der Ausgangsreiz r_1, zwischen dem und dem oberen Grenzreiz r_3 ein der Empfindungsmitte entsprechender Reiz r_2 gesucht wird, constant. Denn man stellt hier nach einander Versuche in der Reihenfolge $r_1 r' r_3$, $r_1 r'' r_3$, $r_1 r''' r_3$ u. s. w. an, wo r', r'', r''' . . . minimal verschiedene Reize bedeuten, die man so lange verändert, bis die zur Bestimmung von r_2 erforderlichen Werthe r'_u, r''_u, r'_o und r''_o (S. 345) gefunden sind. Hier ist also in jeder zur Bestimmung der stattfindenden Gesetzmäßigkeit ausgeführten Versuchsreihe der Ausgangs- oder Normalreiz, mit dem alle andern verglichen werden, constant. Bei dem Verfahren der unregelmäßigen Variation des mittleren Reizes verhält sich dies wesentlich anders. Auch hier bleiben von den drei Reizen r_1, r_v, r_2, die zur Feststellung eines Werthes r_m dienen, die Grenzreize r_1 und r_2 in einer Versuchsreihe unverändert; aber es wechseln fortwährend die Reihenfolgen r_1, r_v, r_2 und r_2, r_v, r_1. Bald ist also r_1 bald r_2 Ausgangsreiz, so dass eine constante Beziehung der Schätzungen r_v

auf einen derselben nicht eintreten wird. Uebrigens ist ersichtlich, dass hier immerhin eine gewisse Annäherung an den Fall der Constanz des Ausgangsreizes stattfindet; und dies mag wohl auch die Ursache sein, dass die Ergebnisse der Methode der Minimaländerungen und der Fehlermethoden, bei denen überall erst aus einer größeren Zahl bei verschiedenen Ausgangsreizen angestellter Versuche ein Resultat abgeleitet werden kann, im allgemeinen am besten dem WEBER'schen Gesetze sich fügen.

3. Bedeutung des WEBER'schen Gesetzes.

Das WEBER'sche Gesetz lässt möglicherweise drei Deutungen zu: eine physiologische, eine psychophysische und eine psychologische. Sie alle haben ihre Anhänger gefunden.

Die physiologische Deutung nimmt an, dasselbe beruhe auf den eigenthümlichen Erregungsgesetzen der Nervensubstanz, indem die in der letzteren ausgelöste Erregung nicht proportional der Reizstärke, sondern langsamer anwachse, so zwar dass die Reizstärken annähernd in geometrischer Progression zunehmen müssen, wenn die Nervenerregungen in arithmetischer zunehmen sollen. Von der Empfindung setzt man in diesem Falle voraus, sie sei der Nervenerregung direct proportional. Theils hat man sich bei der Vertheidigung dieser Ansicht auf Beobachtungen gestützt, theils aber bloße Wahrscheinlichkeitsgründe für dieselbe geltend gemacht. DEWAR und M'KENDRICK sowie F. C. MÜLLER glaubten feststellen zu können, dass die Größe der negativen Stromesschwankung im Nerven des Frosches bei wachsender Reizstärke in einem dem WEBER'schen Gesetze entsprechenden Verhältnisse zunehme[1]. Da aber in ihren Versuchen eine exacte Messung der Reizintensitäten kaum möglich war, und überdies die Resultate nur in engen Grenzen mit der gemachten Annahme übereinstimmen, so würden diese Beobachtungen selbst dann keinen Schluss gestatten, wenn die Voraussetzung zulässig wäre, dass die negative Schwankung der Nervenerregung proportional sei[2]. Meistens hat man denn auch vom Standpunkt der physiologischen Deutung aus nicht in die peripherischen Sinnesorgane und Nerven, sondern in die centrale Nervensubstanz den Grund jenes eigenthümlichen Wachsthums der Empfindungen verlegt. Hierbei weist man namentlich auf die früher (S. 102) erwähnte Thatsache hin, dass in der grauen Substanz schwächere Reize latent werden. Hierin sieht man nicht bloß mit Recht einen zureichenden Grund für die Existenz

1) DEWAR and M'KENDRICK, Transactions of the royal society of Edinburgh. Vol. XXVII, 1874, p. 156. F. C. MÜLLER, Arch. f. Physiol. 1886, S. 270 ff. Die ersteren führten am Sehnerven, MÜLLER an Muskel- und Hautnerven die Versuche aus.

2) Vgl. oben Cap. VI, S. 263 f.

der Reizschwelle, sondern man schließt daraus auch, dass sich jede Erregung in der grauen Substanz mit abnehmender Intensität fortpflanze [1]). Aus allen diesen Erwägungen folgt jedoch immer nur, dass die Reizschwelle, wie sie schon für die Reflexapparate des Rückenmarks bei einem höheren Reizwerthe liegt als für den peripherischen Nerven, so für die centralen Sinnesgebiete der Großhirnrinde vielleicht noch weiter ansteigen werde. Selbst die Thatsache, dass wir bei den Reflexversuchen größere absolute Unterschiede der Reize nöthig finden als bei der Erregung motorischer Nerven, um gleich große Unterschiede der Zuckung hervorzubringen [2]), beweist nur eine Zunahme der absoluten Größe der Unterschiedsschwelle, wir wissen aber damit noch durchaus nicht, ob diese Größe nun innerhalb gewisser Grenzen constant oder veränderlich ist. Wären in solchem Falle überhaupt Argumente a priori gestattet, so könnte man mindestens mit demselben Rechte auf Grund der früher (S. 268) nachgewiesenen Vergrößerung der Reizbarkeit durch die Erregung zu der Vermuthung kommen, dass die centralen Auslösungswiderstände vorzugsweise bei schwächeren Reizen sich geltend machten, um bei stärkeren allmählich bis zu der Grenze, wo die Erschöpfung ihren vorwiegenden Einfluss gewinnt, abzunehmen. In Wahrheit wissen wir über das Gesetz, nach welchem in den Nervencentren die Erregung mit der Reizstärke wächst, noch gar nichts, und zu Hypothesen bieten uns die bekannten Erscheinungen bei der verwickelten Natur dieser Vorgänge keine Unterlage. Als ein Wahrscheinlichkeitsgrund für die physiologische Deutung wurde endlich noch die durch alle Untersuchungen der physiologischen Psychologie bestätigte Wechselbeziehung des physischen und psychischen Geschehens geltend gemacht. Man ist der Meinung, diese Beziehung sei gestört, wenn die Abstufung unserer Empfindungen einem andern Gesetze folge als die Abstufung der sie begleitenden centralen Erregungen. Aus der Proportionalität von Empfindung und Gehirnerregung, welche als a priori nothwendig vorausgesetzt wird, schließt man demnach, dass jede Abweichung von dem gleichmäßigen Wachsthum der Empfindung mit dem Reiz einen rein physiologischen Grund haben müsse [3]). Auch diese Folgerung ist jedoch keineswegs triftig. Man beachtet bei ihr nicht, dass die Schätzung der Empfindungsintensität ein complicirter Vorgang ist, auf welchen neben der centralen Sinneserregung die Wirksamkeit des Centrums der Apperception von wesentlichem Einflusse sein wird [4]). Darüber, wie die centralen

1) G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 233 ff.
2) Wundt, Mechanik der Nerven, II, S. 19.
3) Mach, Ueber die physiologische Wirkung räumlich vertheilter Lichtreize (Wiener Sitzungsber. III. Abth., LXVIII), S. 11. Hering ebend. LXXII, S. 17. S. 21.
4) Siehe oben Cap. V, S. 227 ff.

Sinneserregungen unabhängig von dem letzteren empfunden würden, können wir selbstverständlich unmittelbar nichts aussagen; auch das WEBER'sche Gesetz bezieht sich daher nur auf die appercipirten Empfindungen, und es kann demnach ebenso gut in den Vorgängen der apperceptiven Vergleichung der Empfindung wie in der ursprünglichen Beschaffenheit der centralen Sinneserregungen seinen Grund haben.

Die psychophysische Deutung betrachtet unser Gesetz als ein solches der Wechselbeziehung zwischen der körperlichen und geistigen Thätigkeit. FECHNER, der diese Auffassung zur Geltung gebracht hat, stützt sich hauptsächlich auf die innere Unwahrscheinlichkeit, dass ein Verhältniss, wie es im WEBER'schen Gesetz seinen Ausdruck finde, für die Fortpflanzung körperlicher Bewegungen gelten sollte [1]). Als unterstützende Momente betrachtet er die Thatsache der Reizschwelle sowie die innerhalb gewisser Grenzen nachzuweisende Unabhängigkeit der relativen Unterschiedsempfindlichkeit von der absoluten Empfindlichkeit, welche Unabhängigkeit er als das »Parallelgesetz zum WEBER'schen Gesetze« bezeichnet, insofern durch sie die psychophysische Deutung desselben begründet werde [2]). Was nun zunächst die zwei zuletzt erwähnten Thatsachen betrifft, so wird man denselben eine Beweiskraft nicht zugestehen können. Die Reizschwelle kann sehr wohl in den Eigenschaften der Nervensubstanz begründet sein, ja nach den in Cap. VI mitgetheilten Erfahrungen ist sie jedenfalls zum Theil von physiologischen Bedingungen abhängig. Ebenso würde das Parallelgesetz sowohl mit einer physiologischen wie mit einer psychologischen Deutung vereinbar sein. Die erstere würde nur die Annahme machen müssen, dass jede Aenderung der absoluten Empfindlichkeit innerhalb der Grenzen der Gültigkeit jenes Gesetzes mit einer proportionalen Aenderung aller Reizeffecte verbunden sei, eine Annahme, die zwar noch des Beweises bedarf, aber doch nicht a priori als unwahrscheinlich bezeichnet werden kann [3]). Der allgemeinen Unwahrscheinlichkeit endlich, dass auf physischem Gebiet ein Gesetz wie das WEBER'sche Geltung besitze, würde nur dann ein größeres Gewicht beizumessen sein, wenn die empirischen Bewährungen dieses Gesetz als einen exacten Ausdruck darzuthun vermöchten. Bei seiner nur approximativen empirischen Geltung bleibt aber der Verdacht nicht ausgeschlossen, es möge dasselbe nur eine zufällige mathematische Form sein, die innerhalb gewisser Grenzen annähernd richtig die Thatsache zum Ausdruck bringt, dass die centrale Nervenerregung langsamer wächst als der äußere Reiz. Alle diese Einwände könnten nur dann in wirksamer Weise zum Schweigen gebracht werden, wenn es

1) Elemente, II, S. 377. In Sachen der Psychophysik, S. 65. Revision, S. 221 ff.
2) Elemente, I, S. 300.
3) Vgl. die Ausführungen von G. E. MÜLLER a. a. O. S. 268 ff.

gelänge, die psychophysische Deutung mit andern Thatsachen unserer inneren und äußeren Erfahrung in eine innere Verbindung zu bringen. Dies aber ist principiell unmöglich, so lange man bei der psychophysischen Deutung stehen bleibt, denn nach ihr ist das Weber'sche Gesetz ein Fundamentalgesetz, welches nur für die Beziehungen des Aeußeren und Inneren gilt, und für welches daher unmöglich weder im Gebiet der innern noch in dem der äußern Erfahrung unterstützende Thatsachen gefunden werden können.

Die psychologische Deutung sucht das Gesetz weder aus den physiologischen Eigenschaften der Nervensubstanz noch aus einer eigenthümlichen Wechselwirkung des Physischen und Psychischen, sondern aus den psychologischen Vorgängen abzuleiten, welche bei der messenden Vergleichung der Empfindungen wirksam werden. Sie bezieht also dasselbe nicht auf die Empfindungen an und für sich, sondern auf die Apperceptionsprocesse, ohne welche eine quantitative Schätzung der Empfindungen niemals stattfinden kann. Psychologisch lässt sich nämlich offenbar das Weber'sche Gesetz auf die allgemeinere Erfahrung zurückführen, dass wir in unserm Bewusstsein kein absolutes, sondern nur ein relatives Maß besitzen für die Intensität der in ihm vorhandenen Zustände, dass wir also je einen Zustand an einem andern messen, mit dem wir ihn zunächst zu vergleichen veranlasst sind. Wir können auf diese Weise das Weber-sche Gesetz als einen Specialfall eines allgemeineren Gesetzes der Beziehung oder der Relativität unserer inneren Zustände auffassen. In dieser Zurückführung auf ein allgemeineres Gesetz, dessen Gültigkeit sich noch auf andern Gebieten, namentlich bei der qualitativen Vergleichung der Empfindungen sowie bei dem Verhältniss der Gefühle zu den Vorstellungen bestätigt findet, liegt die wichtigste Stütze dieser Auffassung. Nach ihr ist das Weber'sche Gesetz nicht sowohl ein Empfindungsgesetz als ein Apperceptionsgesetz, und nur hierdurch wird es begreiflich, dass seine Geltung über das Gebiet der Empfindungsstärken hinausreicht[1]. Zugleich ist ersichtlich, dass dasselbe mit der Annahme, die Empfindung als solche wachse innerhalb der Grenzen seiner Gültigkeit nach demselben Gesetze annähernder Proportionalität wie die centrale Sinneserregung, nicht einmal im Widerspruch steht, denn es bezieht sich ja gar nicht direct auf die Empfindungen selbst, sondern erst auf die apperceptiven Processe, welche durch die Empfindungen ausgelöst werden. Die psychologische Deutung bietet darum auch den Vorzug dar, dass sie eine gleichzeitige physiologische Erklärung nicht ausschließt, während jede der vorangegangenen Deutungen nur eine einseitige Erklärung zulässt. Dabei ist frei-

1) Wundt, Phil. Stud., II, S. 1 ff.

lich zu bemerken, dass unsere Kenntniss der centralen Innervationsvorgänge noch zu mangelhaft ist, als dass sie einer solchen Erklärung die erforderlichen empirischen Unterlagen bieten könnte.

Von entscheidender Bedeutung für die Wahl zwischen diesen drei Auffassungen dürfte schließlich die Thatsache sein, dass unter bestimmten Versuchsbedingungen nicht das WEBER'sche Gesetz, sondern eine annähernde Proportionalität zwischen Empfindung und Reiz zur Beobachtung kommt, und dass diese Bedingungen im allgemeinen solche sind, bei denen alle mit einander verglichenen Empfindungen auf eine und dieselbe Normalempfindung zurückbezogen werden können (S. 389). Ein derartiges Nebeneinanderbestehen zweier Gesetzmäßigkeiten ist nun an und für sich mit der physiologischen wie mit der psychophysischen Deutung gleich unvereinbar; dagegen ist es vom Standpunkte der psychologischen Interpretion aus vollkommen begreiflich, da die Existenz verschiedener Gesetze hier mit dem Unterschied der relativen und der absoluten Schätzung der Empfindungen zusammenfällt, von denen je nach den besonderen Bedingungen der Beobachtung entweder die erste oder die zweite eintreten kann. Speciell bei der Methode der mittleren Abstufungen, bei der beide Schätzungen neben einander vorkommen können, wird die erste, die relative, dann eintreten, wenn vermöge der gewählten Methode die Vergleichung der drei Reize r_1, r_2, r_3 derart stattfindet, dass die den Reizintervallen $r_1\,r_2$ und $r_2\,r_3$ entsprechenden Empfindungsstrecken mit einander verglichen werden: dann erscheinen beide Strecken einander gleich, wenn $\frac{r_2}{r_1} = \frac{r_3}{r_2}$ ist. Dagegen wird die absolute Schätzung bevorzugt sein, wenn die Theilstrecke $r_1\,r_2$ mit der ganzen Strecke $r_1\,r_3$ verglichen wird. Es wird dann r_2 in der Mitte zu liegen scheinen, sobald $r_1\,r_2 = \frac{1}{2}\,r_1\,r_3$ ist. Es ist klar, dass die Bedingung zur ersten dieser Schätzungsweisen mehr bei der abwechselnd von r_1 und r_3 ausgehenden unregelmäßigen Variation des mittleren Reizes, die Bedingung zur zweiten bei der einen und denselben Ausgangsreiz festhaltenden Abstufung des mittleren Reizes nach minimalen Unterschieden verwirklicht sein wird. Physiologisch wird aber aus diesen Verhältnissen zu schließen sein, dass die Erregung in den unmittelbaren Sinnescentren innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes der Stärke des äußeren Reizes proportional geht, während die Maßbeziehung der Erregung auch in physiologischer Hinsicht auf einem zusammengesetzten Vorgang beruht, bei dem der Einfluss übergeordneter Centraltheile mitwirkt.

In den kritischen Erörterungen über das WEBER'sche Gesetz trat im Gegensatze zu der von FECHNER geltend gemachten psychophysischen Deutung im allgemeinen die Neigung zu einer rein physiologischen Erklärung hervor, wobei

man aber meistens aus dem richtigen Vordersatze, jede psychologische Thatsache im Gebiet unserer sinnlichen Vorstellungen müsse eine physiologische Grundlage haben, den unrichtigen Schluss zog, eine psychologische Deutung werde dadurch unter allen Umständen hinfällig. Bei dem unvollkommenen Zustande der Gehirnphysiologie sind wir nicht selten in der Lage die psychologische Formulirung gewisser Gesetze zu kennen, deren physiologische Bedeutung noch im Dunkeln liegt oder dem Gebiet der Hypothese angehört. Die sogenannten Associationsgesetze bieten hierfür, wie wir später sehen werden, einen augenfälligen Beleg. Nicht selten wurde aber bei dieser Polemik nicht bloß die Deutung des Weber'schen Gesetzes sondern dieses selbst angegriffen, indem man entweder, wie Hering, seine Richtigkeit ganz leugnete oder, wie Aubert, Delboeuf, Müller u. A., nur eine approximative Geltung für dasselbe zugestand. Hering[1]) meinte, zu einer richtigen Auffassung der wirklichen Dinge sei nothwendig eine Proportionalität zwischen unsern Empfindungen und den Reizen erforderlich, auch lehre die Erfahrung, dass z. B. der Unterschied zwischen 5 und 10 Pfund größer geschätzt werde als derjenige zwischen 5 und 10 Loth. Hier ist außer Acht gelassen, dass bei der Beurtheilung der absoluten Reizstärken selbstverständlich nur die Association mit früheren Erfahrungen maßgebend sein kann, da wir überhaupt nur aus der Erfahrung von den absoluten Reizstärken, welche bestimmten Empfindungen entsprechen, etwas wissen können. Durch Erfahrung haben wir gelernt, dass ein starkes Gewicht viel mehr als ein schwaches geändert werden muss, um eine eben merkliche Aenderung der Empfindung hervorzubringen; diese letztere beziehen wir daher sofort auf absolut verschiedene Gewichtszunahmen. Es ist klar, dass solche Associationen über die wirkliche Größe der Empfindungen nichts entscheiden. Unter Voraussetzung der Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes für die Unterschiedsschwelle ist dann noch von Brentano[2]) und Langer[3]) sowie auch von Hering[4]) geltend gemacht worden, dass eben merkliche Unterschiede der Empfindung nicht nothwendig gleich große Aenderungen seien, und dass daher durch die Versuche, auf die sich das Gesetz stützt, die wirkliche Beziehung zwischen Empfindung und Reiz nicht festgestellt werde. Nun wurde oben bemerkt, dass das Weber'sche Gesetz auf etwas anderes als auf unsere Schätzung der Empfindungen, d. h. eben auf die Bestimmung des Grades der Merklichkeit derselben, sich unmöglich beziehen kann, weil wir darüber, wie sich die Empfindungen unabhängig von unserer Apperception verhalten, überhaupt nichts auszusagen vermögen. Dieser Einwand trifft also namentlich die psychologische Deutung gar nicht, da dieselbe gerade für den Vorgang der vergleichenden Auffassung der Empfindungen das Weber'sche Gesetz in Anspruch nimmt. Aehnlich verhält es sich mit einem Einwand, welchen G. E. Müller[5]) gegen jede nicht-physiologische Deutung geltend gemacht hat. Derselbe besteht darin, dass eine so große Verschiedenheit der relativen Unterschiedsempfindlichkeit, wie sie für verschiedene Sinnesgebiete und zuweilen sogar für ein einziges, z. B.

---

1) A. a. O. S. 22, 24. Eine kritische Beleuchtung der Streitpunkte zwischen Fechner und Hering von seinem eigenen, weiter unten zu erörternden Standpunkte aus gibt Delboeuf, Revue philosophique dirigée par Th. Ribot, III, 1877, p. 225.

2) Psychologie auf empirischer Grundlage, S. 88.

3) Die Grundlagen der Psychophysik. Jena 1876, S. 14. Psychophysische Streitfragen. Ohrdruf 1893.

4) A. a. O. S. 18.

5) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 246 f.

bei den Farbenempfindungen, gefunden wurde, zwar für die physiologische Auffassung aus der Verschiedenheit der einzelnen Sinnessubstanzen begreiflich werde, während man dagegen bei der psychophysischen Auffassung eine constante Unterschiedsempfindlichkeit erwarten müsste. Auch dieser Gesichtspunkt hätte eine Berechtigung, wenn es sich hier um eine Constante handelte, die sich etwa allgemein auf die Umwandlung des physischen in einen psychischen Vorgang bezöge. Für die psychologische Deutung ist dies aber nicht im mindesten der Fall. Sie lässt es vollkommen begreiflich erscheinen, dass unsere apperceptive Vergleichung nicht bloß von dem Zustand des Bewusstseins, sondern auch von der Beschaffenheit der centralen Sinneserregungen abhängig ist. Insofern die psychologische eine physiologische Deutung nicht ausschließt, würde die physische Grundlage dieses Unterschieds etwa darin gesucht werden können, dass die Erregbarkeit des Apperceptionsorgans gegenüber den verschiedenen Sinneseindrücken von variabler Größe sei.

Auf der andern Seite sind zu Gunsten einer psychophysischen oder psychologischen Deutung des WEBER'schen Gesetzes zunächst die directen Ermittelungen über die Abhängigkeit der Muskelzuckungen von der Stärke momentaner Reize angeführt worden. Nach den Versuchen von FICK wachsen nämlich die Hubhöhen des Muskels innerhalb ziemlich weiter Grenzen proportional den Reizstärken[1]. Nun wird allerdings hierbei die Größe der Nervenerregung nicht direct gemessen; bei der Einfachheit der gefundenen Beziehung ist jedoch die Annahme wahrscheinlich, dass die Nervenerregung der Reizstärke und die Muskelzuckung wiederum der Nervenerregung innerhalb gewisser Grenzen proportional gehe[2]. Für die centralen Sinneserregungen ist damit freilich noch nichts bewiesen, wenn auch aus den Verhältnissen der peripherischen Nervenreizung jedenfalls keinerlei Argumente für die physiologische Deutung entnommen werden können. Dieser Umstand hat aber deshalb einige Bedeutung, weil, wie oben bemerkt, in den allgemeinen Eigenschaften der centralen Nervensubstanz keine Anhaltspunkte gegeben sind, die der Annahme einer innerhalb gewisser Grenzen bestehenden Proportionalität zwischen centraler Sinneserregung und peripherischer Reizung einen Widerspruch entgegensetzen. Entscheidender tritt für diese Proportionalität, wie oben geltend gemacht wurde, die von JULIUS MERKEL gefundene Thatsache ein, dass bei der Vergleichung nach der Methode der mittleren Abstufungen unter gewissen Bedingungen das WEBER'sche Gesetz nicht gilt, sondern Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung beobachtet wird.

Die psychophysische Deutung FECHNER's glaubte ich schon vor langer Zeit durch eine psychologische Auffassung des WEBER'schen Gesetzes ersetzen zu müssen, da mir die Frage, ob der Ausdruck dieses Gesetzes auf irgend eine allgemeinere Erfahrung zurückgeführt werden könne, von entscheidendem Gewichte zu sein schien. Eine solche Erfahrung ist aber in der durchgehends sich bestätigenden Relativität der psychischen Zustände gegeben[3]. Verwandte Ansichten wurden von DELBOEUF[4], SCHNEIDER[5], UEBERHORST[6] und ZELLER[7])

1) FICK, Untersuchungen über elektrische Reizung. Braunschweig 1869.

2) Anderer Ansicht ist freilich HERMANN, Handb. der Physiol. I, 1, S. 107 ff.

3) Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele. 1. Aufl. I. (1863), S. 133 ff. 2. Aufl. (1892) S. 65 ff.

4) Théorie générale de la sensibilité. p. 28. Bruxelles 1876.

5) Die Unterscheidung. Analyse, Entstehung und Entwicklung derselben. Zürich 1877, S. 3 ff.

6) Die Entstehung der Gesichtswahrnehmung. Göttingen 1876, S. 6, 19.

7) ZELLER, Abhandl. der Berliner Akademie, 3. März 1886. Vgl. hierzu meine Bemerkungen, Phil. Stud. I, S. 251 ff.

geäußert. Wenn jedoch die beiden erstgenannten Autoren weiterhin annehmen, dass eine Empfindung, die nicht in irgend einem Contrast zu andern verwandten Empfindungen stehe, überhaupt nicht appercipirt werden könne, so dürfte dieser Vermuthung eine empirische Bestätigung nicht zur Seite stehen. Für eine rein psychologische Auffassung im Sinne des allgemeinen Relativitätsprincips trat sodann A. Grotenfelt[1]) ein, wobei jedoch derselbe den Versuch einer gleichzeitigen physiologischen Interpretation des Weber'schen Gesetzes zurückwies, indem er das letztere als einen directen Ausdruck der Veränderungen der Empfindungsintensität bei veränderlichem Reize betrachtete. Seine Ausführungen sind wiederum von Merkel[2]) bekämpft worden, der ebensowohl die Nothwendigkeit einer doppelten Interpretation wie auf Grund seiner Versuche die Proportionalität zwischen Empfindung und Reiz betonte. In seiner letzten diese Frage behandelnden Abhandlung hat endlich Fechner[3]) zugestanden, dass das Weber'sche Gesetz an und für sich einer doppelten Auslegung fähig sei. Nach der einen, der Unterschiedshypothese, entspreche einem constanten Reizverhältniss ein constanter Empfindungsunterschied; nach der andern, der Verhältnisshypothese, entspreche dem constanten Reizverhältniss ein constantes Empfindungsverhältniss. Die psychophysische Deutung Fechner's führt nothwendig zur Unterschiedshypothese; ebenso die einseitig physiologische Deutung in ihrer gewöhnlichen Form. Dagegen kann die psychologische Deutung je nach Umständen die eine oder die andere Hypothese bevorzugen. Geht man von der Erwägung aus, dass es sich bei der Vergleichung von Empfindungen überall nur um appercipirte Empfindungen handelt, und dass unabhängig von den mit der Apperception verbundenen Vorgängen der Beziehung und Vergleichung niemals Empfindungen in ihrer Intensität gemessen werden können, so lässt sich das Weber'sche Gesetz als der unmittelbare Ausdruck für die gesetzmäßige Beziehung zwischen Reiz und appercipirter Empfindung auffassen. Die Unterschiede der appercipirten Empfindungen werden dann, sobald sie gleich geschätzt werden, als Unterschiede von gleicher absoluter Größe betrachtet werden können. In diesem Sinne habe ich selbst früher, so lange das Weber'sche Gesetz als der einzige empirisch festzustellende Ausdruck der Beziehung zwischen Reiz und Empfindung galt, an der Unterschiedshypothese festgehalten[4]). Nachdem jedoch namentlich die Untersuchungen von Merkel gezeigt haben, dass unter gewissen Bedingungen an die Stelle des Weber'schen Gesetzes ein proportionales Wachsthum der appercipirten Empfindung mit dem Reize treten kann, scheint mir, wie ich schon in der vorigen Auflage dieses Werkes andeutete[5]), die Verhältnisshypothese den Vorzug zu verdienen, da sie es direct zum Ausdruck bringt, dass das Weber'sche Gesetz auf der relativen Schätzung der Empfindungsstärken beruht. Uebrigens ist es selbstverständlich, dass auch in den Fällen, wo statt des Weber'schen Gesetzes eine annähernde Proportionalität zu beobachten ist, überall nur eine Beziehung zwischen Reiz und appercipirter Empfindung festgestellt werden kann, und dass also auch diese Fälle eine Proportionalität zwischen dem Reiz und der nicht-apper-

1) Das Weber'sche Gesetz und die psychische Relativität. Helsingfors 1888. S. 71 ff.
2) Phil. Stud. V, S. 245 ff.
3) Phil. Stud. V, S. 161 ff.
4) Phil. Stud. II, S. 1 ff.
5) S. 377.

cipirten (von den Vorgängen vergleichender Beziehung unabhängig gedachten) Empfindung niemals direct beweisen können. Da aber alle Bedingungen, die geeignet sind die relative in eine absolute, auf vorangegangene festere Erinnerungsbilder gestützte Größenschätzung zu verwandeln, zugleich ein Verhältniss der Proportionalität herzustellen streben, so wird dadurch indirect auch die Annahme einer Proportionalität zwischen dem Reiz und der reinen Empfindung wahrscheinlich gemacht; denn es ist begreiflich, wie aus dieser einfachsten Gesetzmäßigkeit durch den Einfluss der apperceptiven Vergleichung eine zusammengesetztere (die des Weber'schen Gesetzes), nicht aber, wie umgekehrt jene einfache aus irgend einer andern hervorgehen kann. Offenbar empfängt daher durch diese Annahme hier wiederum die psychologische Deutung des Weber'schen Gesetzes eine Stütze. Denn das Relativitätsprincip, als dessen Ausdruck wir das letztere betrachten, hat nur dann einen verständlichen Sinn, wenn wir annehmen, dass unmittelbar nicht die Reize, sondern die Empfindungsgrößen im Verhältniss zu einander gemessen werden, da ja die Reize selbst nur vermittelst dieser Empfindungsgrößen unserm Bewusstsein gegeben sind. Auf diese Weise schließt die psychologische Deutung des Weber'schen Gesetzes eigentlich an und für sich schon die Annahme einer Proportionalität zwischen dem Reiz und der reinen, von den Apperctionsvorgängen unabhängig gedachten Empfindung in sich.

Dass diese psychologische Deutung keineswegs eine physiologische ausschließt, ist übrigens schon daraus ersichtlich, dass den apperceptiven Processen überhaupt, wie früher (Cap. V, S. 227 ff.) ausgeführt, bestimmte physiologische Vorgänge entsprechen müssen. Bei unserer gegenwärtigen Unkenntniss dieser Vorgänge sind hier freilich nur unsichere Hypothesen möglich. In dem früher benutzten hypothetischen Schema Fig. 71 (S. 231) würden in diesem Fall nur die Centren SC, HC, AC in Betracht kommen. Nehmen wir nun an, in einem Sinnescentrum SC wachse die Intensität der Erregung innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes proportional der Reizstärke, so wird eine Vergleichung von Empfindungen verschiedener Intensitäten a, b, c ... erst möglich werden durch die auf den Wegen la, lb, lc ... zugeleiteten apperceptiven Erregungen; diese werden aber ausgelöst durch Erregungen, welche auf centripetalen Bahnen ss', hh' dem Centrum AC zugeleitet werden. Auch von den letzteren wollen wir voraussetzen, dass sie innerhalb der nämlichen Grenzen den Reizstärken proportional seien. Nun wird 1) eine Erregung a eine gewisse Stärke besitzen müssen, bis der zugehörige Apperceptionsreiz s das Centrum AC zur Miterregung bringt und eine centrifugale Innervation la auslöst, oder, psychologisch ausgedrückt, bis die Empfindung die Aufmerksamkeit erregt; diese Minimalgröße der Erregung in AC ist ein Schwellenwerth, den wir, im Unterschied von der der Minimalerregung in SC entsprechenden Bewusstseinsschwelle des Reizes, als dessen Aufmerksamkeitsschwelle bezeichnen können; 2) wird gemäß den später zu erörternden psychologischen Verhältnissen der Apperception die Voraussetzung gemacht werden können, dass jede in AC ausgelöste centrifugale Erregung nicht bloß von der Stärke der auslösenden Reize sondern auch von der Intensität der in AC schon vorhandenen Erregungen abhängig ist. Letztere Annahme wird hier durch die psychologische Thatsache nahe gelegt, dass die Thätigkeit der Apperception stets eine eng begrenzte ist, so dass namentlich bei großer Aufmerksamkeit nur sehr wenige Vorstellungen gleichzeitig erfasst werden können. Die einfachste

Voraussetzung einer solchen doppelten Abhängigkeit würde nun die sein, dass die ausgelöste centrifugale Erregung proportional der Stärke des auslösenden Reizes wachse, und dass sie zugleich derjenigen Erregungsgröße, die ein unmittelbar vorangegangener oder auch ein gleichzeitiger Reiz von übereinstimmender allgemeiner Qualität im Apperceptionsorgan zurückgelassen hat, umgekehrt proportional sei. Es wird dann also, wenn wir den auslösenden Reiz mit R, den im Apperceptionscentrum andauernden mit c bezeichnen, die in AC ausgelöste Erregung E proportional $\frac{R}{c}$ sein. Dies vorausgesetzt sind nun zwei Fälle möglich: 1) die restirende Apperceptionserregung c bleibt in einer Reihe von Beobachtungen constant, während R wechselt; dann besteht Proportionalität zwischen E und R, d. h. die Stärke des Reizes wird als direct proportional der Stärke der centralen Sinneserregung appercipirt; 2) die restirende Apperceptionserregung wechselt, indem sie jedesmal selbst proportional dem einwirkenden Reize ist. Bezeichnen wir mit a eine von der Beschaffenheit des Apperceptionsorgans und den besonderen Bedingungen der Beobachtung abhängige constante Größe, so ist also jetzt $c = aR$ oder E proportional $\frac{R}{aR}$, und ein unendlich kleiner Zuwachs dE der Erregung E wird demzufolge dem Quotienten $\frac{dR}{aR}$ proportional sein. Diese Beziehung $dE = \frac{dR}{aR}$ oder, wenn wir mit $C = \frac{1}{a}$ eine neue Constante bezeichnen, $dE = C\frac{dR}{R}$ ist es aber, die wir unten als allgemeinsten mathematischen Ausdruck des Weber'schen Gesetzes kennen lernen werden[1]).

4. Mathematischer Ausdruck des Beziehungsgesetzes.

Nachdem wir die Bedeutung des Weber'schen Gesetzes darin gefunden haben, dass dasselbe ein allgemeines Gesetz der Beziehung darstellt, wird die mathematische Formulirung, die wir ihm geben, wesentlich nach dieser psychologischen Deutung sich richten müssen. Wir werden darum hierbei absehen können von den je nach dem Sinnesgebiet wechselnden Abweichungen von jenem Gesetze, die höchst wahrscheinlich in den veränderlichen physiologischen Bedingungen der Sinneserregung ihre Quelle haben. Als eine gleichfalls in dem Wesen der Apperception der Empfindungen begründete Erscheinung wird dagegen die Thatsache der Reiz-

1) Hinsichtlich der näheren Darlegung der Apperceptionsvorgänge ist der vierte Abschnitt zu vergleichen. Hier sei nur betont, dass die den Apperceptionsvorgang begleitende Erregung nicht der Sinneserregung gleichgesetzt oder als eine einfache Verstärkung derselben aufgefasst werden darf. Die Apperception erhöht die Klarheit und Deutlichkeit eines bereits vorhandenen Eindrucks, aber sie vermag in der Regel nicht oder doch nur unwesentlich den Eindruck selbst zu verstärken: die intensivere Apperception eines Reizes bleibt also stets ein anderer Vorgang als die Apperception eines intensiveren Reizes. Insbesondere die von AC aus den Sinnescentren zugeführten centrifugalen Erregungen werden daher in diesen nicht oder doch höchstens secundär Reizverstärkungen, sondern zunächst andere Veränderungen hervorbringen, und zwar wahrscheinlich Hemmungswirkungen, welche den Zufluss anderer Reize zu AC verhindern. (Siehe unten Cap. XV, 2.)

schwelle anzusehen sein, wenn auch auf die Größe der Schwelle, sofern man sie nur für den äußeren Reiz, nicht in Bezug auf die centrale Sinneserregung bestimmen kann, die Leitungsverhältnisse gleichzeitig von Einfluss sind. Um dem Gesetz seine psychologische Bedeutung zu wahren, können wir nun aber die centralen Sinneserregungen selbst als die stattfindenden Reize ansehen. Dann hat der Begriff der Reizschwelle die psychophysische Bedeutung, dass es Reize gibt, welche zwar centrale Sinneserregung und demzufolge Empfindung, nicht aber den centraleren Vorgang der Apperception auslösen, und die Reizschwelle entspricht derjenigen Erregungs- und Empfindungsgröße, bei der die Empfindung aufgefasst werden kann. Die Reizschwelle in diesem Sinne, als untere Grenze der Apperception, ist, wie die Beobachtung lehrt, eine höchst veränderliche Größe; sie kann nur durch einen möglichst unveränderlichen Zustand der Aufmerksamkeit annähernd constant erhalten werden. Tragen wir demgemäß die Merklichkeitsgrade der Empfindung auf eine Abscissenlinie auf, deren Ordinaten die zugehörigen Sinneserregungen bezeichnen, so wird einer Ordinate a von bestimmter Größe, der Reizschwelle, der Nullpunkt der Abscissen entsprechen, und alle Werthe der letzteren, welche den wachsenden Ordinaten jenseits a zugehören, werden als positive, alle Werthe, welche den abnehmenden Ordinaten diesseits der Schwelle a zugehören, werden als negative bezeichnet werden können, wobei die negative Größe selbstverständlich nicht einen Vorgang bezeichnet, der zu der positiv merklichen Empfindung in irgend einem conträren Gegensatz stünde, wie etwa die Empfindung Kalt zur Empfindung Warm, sondern lediglich die Entfernung messen soll, in welcher eine Empfindung von der Grenze der Merklichkeit sich befindet. Da man sich von dieser Grenze nach zwei entgegengesetzten Richtungen entfernen kann, so hat die Anwendung der positiven und negativen Bezeichnung hier die nämliche Berechtigung wie für die Darstellung entgegengesetzter Richtungen im Raume, die von einem bestimmten Punkte aus gemessen werden sollen.

Hinsichtlich der positiven d. h. übermerklichen Empfindungswerthe sagt nun das Weber'sche Gesetz aus, dass bei ihnen die Größe der relativen Unterschiedsempfindlichkeit in Bezug auf die zugehörigen Reizwerthe constant bleibt. Bezeichnen wir demnach den Zuwachs, der zu einer centralen Sinneserregung R hinzukommen muss, um eine eben merkliche oder gleich merkliche Aenderung der Empfindung zu bewirken, mit ΔR, diese Aenderung selber mit k, so ist

$$k = C \frac{\Delta R}{R},$$

worin C eine constante Größe bedeutet und k ebenfalls für die verschiedensten Werthe von R als constant vorausgesetzt werden muss. Denken wir

uns, um das Gesetz geometrisch zu veranschaulichen, die verschiedenen Merklichkeitsstufen von der Größe k auf eine Abscissenlinie aufgetragen, und auf dieser senkrechte Ordinaten errichtet, deren Größen den zugehörigen Erregungsstärken proportional sind, so wird eine der Erregung R entsprechende Empfindung E als bestehend aus einer gewissen Anzahl n solcher Merklichkeitsgrade von der Größe $k = \frac{E}{n}$ betrachtet werden können (Fig. 114). Bezeichnen wir die der Reizschwelle oder dem Werthe $E = 0$ entsprechende Reizordinate mit a, die darauf folgenden successiv den Abscissenwerthen k, $2k$, $3k$ . . . entsprechenden mit b, c, d . . ., so sagt nun das Beziehungsgesetz, dass gleichen Zuwüchsen k immer dasselbe Verhältniss der Ordinaten, zwischen denen jeder Theil k eingeschlossen ist, entspreche. Es ist demnach $\frac{b}{a} = \frac{c}{b} = \frac{d}{c}$ . . . ein constantes Verhältniss, und die auf einander folgenden Ordinaten bilden folgende Reihe:

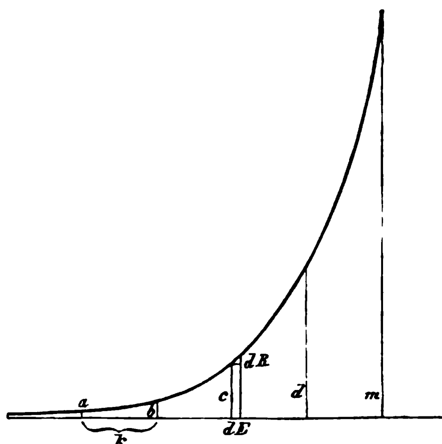


Fig. 114.

$$a,\ b,\ \frac{b^2}{a},\ \frac{b^3}{a^2}\ \cdots\ \frac{b^n}{a^{n-1}},$$

worin a die Ordinate für den Abscissenwerth 0 und $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ dieselbe für den Abscissenwerth $nk = E$ ist, zu welcher R als Ordinate gehört. Führt man in den Werth $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ der Ordinate R für n den Werth $\frac{E}{k}$ ein, so ergibt sich als allgemeine Beziehung zwischen den Abscissen und Ordinaten der Curve die Gleichung

$$R = a \cdot \left(\frac{b}{a}\right)^{\frac{E}{k}}$$

oder, wenn man die Reizschwelle $a = 1$ setzt,

$$R^k = b^E,$$

und hieraus die Beziehung

$$E = k\,\frac{log.\ nat.\ R}{log.\ nat.\ b}.$$

Da die Größe b, ebenso wie a, constant ist, so lässt sich $\frac{R}{log.\ nat.\ b} = C$

setzen, wo C eine Constante bedeutet, und demnach dem Gesetze schließlich die Form geben:

$$E = C \ log. \ nat. \ R \ ,$$

oder in Worten: die Merklichkeit einer Empfindung wächst proportional dem Logarithmus der centralen Sinneserregung und, insofern die letztere direct proportional dem äußeren Reiz ist, zugleich proportional dem Logarithmus des äusseren Reizes. Hierbei ist zu beachten, dass der Einfachheit wegen als Einheit des Reizes die Größe der Reizschwelle angenommen wurde; für $R = 1$ wird daher $E = 0$, d. h. die Empfindung erreicht ihren Grenzwerth zwischen dem Ueber- und Untermerklichen. Wird R kleiner als 1, so wird E negativ, da die Logarithmen von Bruchzahlen negative Werthe sind, und durch die Größe dieser negativen Werthe wird nun die Entfernung der Empfindung von jener der Reizschwelle entsprechenden Grenze oder der Grad ihrer Untermerklichkeit gemessen, ähnlich wie durch die positiven Werthe der Grad ihrer Uebermerklichkeit.

Im Anschluss an die für das Weber'sche Gesetz aufgestellte Beziehung $k = C \frac{\Delta R}{R}$ lässt sich die zuletzt gegebene Formel noch auf anderem Wege ableiten. Setzen wir nämlich voraus, dass jene Beziehung auch für unendlich kleine Merklichkeitsgrade der Empfindung und für unendlich kleine Reizunterschiede gültig sei, so verwandelt sich k in die Differentialgröße dE und ebenso ΔR in dR, und man gewinnt so die Differentialgleichung

$$dE = C \frac{dR}{R} \ ,$$

welche von Fechner als die psychophysische Fundamentalformel bezeichnet wurde. Diese ergibt durch eine einfache Integration die Gleichung:

$$E = C \ log. \ nat. \ R + A \ ,$$

worin die Integrationsconstante A sich dadurch bestimmt, dass für den Schwellenwerth a des Reizes $E = 0$ wird, woraus folgt

$$0 = C \ log. \ nat. \ a + A \ ,$$
$$A = - C \ log. \ nat. \ a \ ,$$

also, wenn man diesen Werth in die erste Gleichung einsetzt,

$$E = C \ (log. \ nat. \ R - log. \ nat. \ a) \ ,$$

oder, wenn man wie oben $a = 1$ setzt,

$$E = C \ log. \ nat. \ R.$$

Diese Gleichung ist von Fechner die psychophysische Maßformel genannt worden.

Die logarithmische Linie (Fig. 114) stellt die Beziehung zwischen E und R

so dar, dass durch die Curve das Wachsthum des Reizes versinnlicht wird, welches gleichen Zuwüchsen von E entspricht. Wählt man den umgekehrten Weg, indem man das gleichen Zuwüchsen von R entsprechende Wachsthum von E durch eine Curve versinnlicht, so erhält man die in Fig. 115 dargestellte Linie, die bei einem Punkte a, der Reizschwelle, sich über die Abscissenlinie erhebt und bei einem Punkte m, der Reizhöhe, das Maximum erreicht. Links von a senkt sich die Curve unter die Abscissenlinie, um sich der Ordinatenaxe yy' asymptotisch zu nähern. Die Beziehung zwischen dem Reiz und der Apperception der Empfindung stellt sich daher nach dieser Curve so dar, dass beim Reizwerthe null die Empfindung unendlich tief unter der Reizschwelle liegt, worauf mit wachsender Größe des Reizes die Empfindungen allmählich endliche, aber immer noch negative, d. h. unmerkliche Werthe annehmen, um erst bei der Reizschwelle a null zu werden: sie treten jetzt über die Schwelle, gehen mit weiter wachsendem Reize in positive, d. h. merkliche Größen über, bis endlich ein Grenzwerth m des Reizes erreicht wird, wo weitere endliche Zunahmen desselben keine merkliche Steigerung der Empfindung mehr bewirken. So führt diese graphische Versinnlichung von selbst darauf, dass die unter der Reizschwelle gelegenen Empfindungen als negative Größen darzustellen sind, die um so mehr wachsen, je weiter sie sich von der Schwelle entfernen, bis dem Reize null eine unendlich große negative Empfindung entspricht, d. h. eine solche, die unmerklicher ist als jede andere. Dass auf der andern Seite nicht auch die Empfindung unendlich große positive Werthe erreicht, liegt nach dieser Voraussetzung nicht in dem Gesetz ihres Wachsthums, sondern in den nämlichen physiologischen Bedingungen der Reizempfänglichkeit begründet, welche die oberen Abweichungen herbeiführen. Die Empfindung wächst zwar immer langsamer, aber wäre man im Stande die Nervenerregung in's unbegrenzte zu steigern, so würde auch die Merklichkeit der Empfindung in's unendliche wachsen. Immerhin liegt die Thatsache der Reizhöhe insofern auch schon in dem allgemeinen Gesetz angedeutet, als von einer gewissen Grenze m an jeder endlichen Steigerung des Reizes nur noch eine unendlich kleine Zunahme der Empfindung correspondirt.

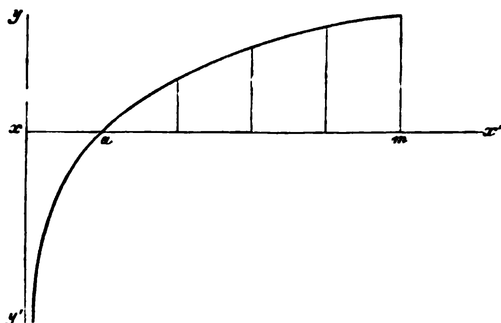


Fig. 115.

Außer den oben erwähnten drei Fundamentalwerthen des Reizes, dem Null-, Schwellen- und Höhenwerth, lässt sich noch ein vierter aufstellen, welcher in der Form des Weber'schen Gesetzes seinen Grund hat und wahrscheinlich für gewisse Eigenthümlichkeiten der Empfindung von Wichtigkeit wird. Betrachten wir nämlich die in der Fundamentalformel gegebene allgemeinste Form unseres Gesetzes, so drückt dieselbe augenscheinlich nicht bloß aus, dass für den ganzen Empfindungsumfang jede unendlich kleine Aenderung der Empfindung proportional ist dem Verhältnisse $\frac{dR}{R}$, sondern auch, dass, so lange

sich die Reizgröße R nicht merklich ändert, die unendlich kleine Empfindungsänderung dE der unendlich kleinen Reizänderung dR proportional bleibt. Mit andern Worten: so lange der Reiz wenig sich ändert, kann die Functionsbeziehung zwischen Empfindungs- und Reizänderung als eine lineare betrachtet werden, was in der graphischen Versinnlichung sich darin zu erkennen gibt, dass jedes kleinste Stück der Curven Fig. 114 oder Fig. 115 als Theil einer geraden Linie angesehen werden kann. Nun erkennt man aber sogleich, dass die Richtungsänderung im Verhältniss zur Steilheit des Ansteigens an verschiedenen Punkten eine sehr verschiedene Geschwindigkeit hat. Diejenige Stelle, welche die geringste relative Geschwindigkeit der Richtungsänderung zeigt, liegt offenbar in beiden Curven etwas nach rechts von a: hier kann das verhältnissmäßig größte Stück der Curve als eine gerade Linie betrachtet werden, welche, wenn man sie verlängert denkt, in nicht zu weiter Entfernung die Abscissenaxe schneidet. In diesem Theil der Curve kann also dR verhältnissmäßig die größten Werthe erreichen, ohne dass dE aufhört proportional zu wachsen. Die diesem ausgezeichneten Punkt entsprechende Reizgröße nennen wir mit FECHNER[1]) den Cardinalwerth des Reizes. Da bei a die Empfindung rascher, bei m aber langsamer wächst als der Reiz, so muss der dem Cardinalwerth entsprechende Punkt der Curve zwischen diesen beiden Verlaufsstücken liegen: denn die Grenze zwischen dem langsameren und dem schnelleren ist eben das proportionale Wachsthum. Man findet diesen Cardinalwerth, indem man durch Rechnung denjenigen Punkt der logarithmischen Curve bestimmt, für welchen das Verhältniss $\frac{E}{R}$ ein Maximum ist[2]). Auf diese Weise ergibt sich, dass der Cardinalwerth des Reizes $= e$, gleich der Grundzahl der natürlichen Logarithmen ist, wenn man den Schwellenwerth des Reizes $= 1$ setzt. Wenn also der Reiz das 2,7183..fache seines Schwellenwerthes beträgt, so wächst die Apperception der Empfindung der Reizstärke proportional. Wahrscheinlich hat der Cardinalwerth für die Verwerthung der Empfindungen zur Erkenntniss objectiver Eindrücke eine gewisse Bedeutung, da die Abstufung der Reize innerhalb derjenigen Grenzen, in denen die Empfindung dem Reize annähernd proportional geschätzt wird, am genauesten aufgefasst werden muss.

Mehrfach ist in neuerer Zeit das oben aufgestellte logarithmische Grundgesetz bestritten worden, wobei jedoch die Verbesserungsvorschläge der Angreifenden selbst sehr weit aus einander gingen. Das Missverständniss, als wenn die Empfindung an und für sich, unabhängig von jeder apperceptiven Vergleichung festgestellt werden sollte oder könnte, spielt hierbei wiederum eine große Rolle; wir haben, um dasselbe möglichst fern zu halten, oben die Beziehung zwischen R und E ausdrücklich als eine solche zwischen der Erregungsstärke und dem Merklichkeitsgrad der Empfindung bezeichnet, während zugleich unter der Erregung zunächst nicht der äußere Reiz oder die von ihm erzeugte peripherische Sinneserregung, sondern die centrale Sinneserregung verstanden wurde, für die der äußere Reiz nur insoweit substituirt werden kann, als innerhalb gewisser Grenzen eine Proportionalität zwischen ihm und der centralen Sinneserregung vorausgesetzt werden darf. Die Ein-

1) Elemente der Psychophysik, II, S. 49.

2) Nach bekannten Regeln der Differentialrechnung ist diese Bedingung dann erfüllt, wenn das entsprechende Differentialverhältniss $d\frac{E}{R}$ oder $d\frac{\log. R}{R} = 0$ ist.

führung dieses Gesichtspunktes bietet zugleich den Vortheil dar, dass die mathematischen Formulirungen des WEBER'schen Gesetzes von dem oben (S. 397) erwähnten Gegensatz der Unterschieds- und der Verhältnisshypothese nicht berührt werden. Versteht man unter R den äußeren Reiz, unter E die Empfindung, so wird die psychophysische Fundamentalformel für jede dieser Hypothesen eine andere. Sie lautet:

für die Unterschiedshypothese (wie oben):

$$dE = C\frac{dR}{R}$$

für die Verhältnisshypothese:

$$\frac{dE}{E} = C\frac{dR}{R}.$$

Versteht man dagegen unter R die centrale Sinneserregung, oder, was damit gleichbedeutend ist, die ihr parallel gehende reine Empfindung vor ihrer Apperception, unter E die appercipirte, der im WEBER'schen Gesetz ausgedrückten Relativität unterworfene Empfindung, so wird die erste Gleichung zu einem adäquaten Ausdruck der Verhältnisshypothese. Denn diese Gleichung sagt aus, dass überall wo das WEBER'sche Gesetz gilt, jede unendlich kleine Zunahme im Merklichkeitsgrad der Empfindung proportional ist dem Quotienten aus der entsprechenden Zunahme der Empfindung und der Intensität der letzteren, oder, was damit zusammenfällt, dem Quotienten aus der Zunahme der centralen Sinneserregung und der Stärke derselben. Wollte man die zweite Formel auf die appercipirte Empfindung beziehen, die unendlich kleine Zunahme der letzteren also nicht mit dE sondern mit $\frac{dE}{E}$ ausdrücken und sonach den Merklichkeitsgrad selbst als eine relative Größe auffassen, so würde man an Stelle der oben abgeleiteten psychophysischen Maßformel die zuerst von PLATEAU [1]) aufgestellte Formel

$$E = k \,.\, R^C$$

erhalten. Da in dieser Formel E nur dann $= 0$ wird, wenn auch $R = 0$ ist, so wird durch dieselbe die Thatsache der Reizschwelle, insoweit dieselbe nicht bloß peripherische und rein physiologische Gründe hat, ausgeschlossen. Nun ist aber die Annahme einer psychophysischen in den Gesetzen der Aufmerksamkeit begründeten Reizschwelle unerlässlich. Sie wird nicht nur durch die sonstigen Erscheinungen der Aufmerksamkeit, sondern auch durch die Existenz der Unterschiedsschwelle nahe gelegt, da diese, wie auch EBBINGHAUS [2]) bemerkt hat, darauf hinweist, dass unsere Unterscheidung nicht stetig, sondern stufenweise einer stetigen Veränderung des Reizes folgt. Dieses stufenweise Wachsthum ist an die Functionen der Aufmerksamkeit gekettet, während kein Grund vorliegt der Empfindung selbst nicht eine stetige Veränderlichkeit zuzuschreiben. Hiermit ist zugleich der Grundfehler der PLATEAU'schen Verhältnissformel angedeutet. Dieselbe vermengt die Sinneserregungen und die ihnen entsprechenden reinen Empfindungen mit den Merklichkeitsgraden der Empfindung. Wenn ein Schatten auf einer Zeichnung bei verschiedener Helligkeit gleich merklich bleibt, so kann es sich in Bezug auf die objectiven Helligkeiten und die ihnen entsprechenden reinen Empfindungen um gleiche relative Unterschiede handeln: der Merklichkeitsgrad des Unterschieds beider Empfindungen bleibt aber dabei doch immer die nämliche absolute Größe [3]).

---

1) Pogg. Ann. CL, S. 485 ff.
2) Zeitschr. f. Psychologie und Physiol. der Sinnesorg. I, S. 472.
3) Vgl. hierzu Phil. Stud. II. S. 24. FECHNER, ebend. IV, S. 174 ff. Eine eigenthüm-

Abgesehen von den in der Unterschieds- und Verhältnisshypothese zum Ausdruck gelangten Verschiedenheiten der Grundanschauung sind gegen die Fundamental- und Maßformel namentlich zwei Einwände erhoben worden. Theils bestreitet man 1) die theoretische Zulässigkeit negativer Empfindungsgrößen, theils sucht man 2) eine Formel zu finden, welche der Erfahrung besser entspreche.

Gegen die negativen Empfindungen wendet man ein, ihre Einführung widerstreite dem berechtigten Gebrauch positiver und negativer Zahlen, welcher nur da vorhanden sei, wo zwei gleiche aber entgegengesetzte Größen, $+a$ und $-a$, zusammen null geben. Dies sei bei den positiven und negativen Empfindungen nicht der Fall: eine übermerkliche Empfindung werde durch die Hinzunahme einer gleich weit von der Reizschwelle entfernten untermerklichen Empfindung nicht aufgehoben, sondern im Gegentheil verstärkt[1]. Hierauf ist zu erwidern, dass vom gleichen Gesichtspunkte aus auch die Anwendung des Positiven und Negativen in der Geometrie bestritten werden müsste: eine positive Strecke wird durch die einfache Hinzufügung einer gleich großen negativen ebenfalls vergrößert. Nun hat aber die geometrische Anwendung nur darin ihre Grundlage, dass man sich die positive und negative Strecke durch Bewegungen von entgegengesetzter Richtung entstanden denkt: nur in dem Sinne dieser Anschauung kann daher auch hier der Satz gelten, dass $+a$ und $-a$ zusammen gleich null sind: d. h. nicht die Strecken als solche heben sich auf, sondern die Bewegungen, durch die man sie entstanden denkt. Aehnlich dürfen wir nun selbstverständlich die algebraische Summirung im Gebiet der Empfindungen nur im selben Sinne zur Anwendung bringen, in welchem die Bezeichnungen $+$ und $-$ gebraucht worden sind; nicht den Empfindungen als solchen, noch weniger den ihnen entsprechenden Reizen galt aber diese Anwendung, sondern der Entfernung von der Reizschwelle als der Grenze des Ueber- und Untermerklichen. Zwei Empfindungen $+a$ und $-a$ sind darum allerdings ebenso wenig zusammen gleich null wie zwei gleich große gerade Linien von entgegengesetzter Richtung, wohl aber muss eine Empfindung $-a$ um ebenso viel wachsen, wie eine Empfindung $+a$ abnehmen muss, damit sie null werde, und jedes Wachsthum in der Richtung des Uebermerklichen kann durch eine gleich große entgegengesetzte Bewegung in der Richtung des Untermerklichen aufgehoben werden. Ebenso wenig hat man sich vor metaphysischen Gespenstern zu fürchten, wenn die dem Reize Null entsprechende Empfindung als negativ unendlich bezeichnet wird. Die Psychophysik kennt wie die Physik keine absolute Unendlichkeit, sondern unendlich ist in einem gegebenen Fall stets diejenige Größe, gegen welche jede andere in Betracht gezogene Größe verschwindet. In diesem Sinne ist in dem gegenwärtigen Zusammenhang negativ unendlich eine Empfindung, welche von der Grenze der Merklichkeit weiter als jede Empfindung von messbarer Größe entfernt ist. So haben überhaupt die Schwierigkeiten, die man hier in der Anwendung des Positiven, Negativen und der Null zu finden glaubte, hauptsächlich darin ihren Grund, dass man diese

---

liche Modification der Verhältnisshypothese hat A. Elsas versucht. (A. Elsas, Ueber die Psychophysik. Marburg 1886.) Vgl. über dieselbe Fechner, a. a. O. S. 162 ff. Ueber weitere im Sinne der Verhältnisshypothese gehaltene Ausführungen vgl. Fechner, In Sachen der Psychophysik, S. 21 ff.

1) Delboeuf, Étude psychoph. p. 17. Langer, Die Grundlagen der Psychophysik, S. 49. G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik S. 368. Vgl. außerdem hierzu Fechner, In Sachen der Psychophysik, S. 88, Revision, S. 206.

Begriffe auf die reinen Empfindungen anwandte, statt auf die Merklichkeitsgrade der Empfindung, auf die sie allein anwendbar sind[1]). Uebrigens ist zu bemerken, dass in älterer Zeit auch in der Mathematik die Begriffe des Negativen und des Unendlichen ähnlichen Bedenken begegnet sind[2]).

Versuche empirische Formeln aufzustellen, welche eine größere Uebereinstimmung mit der Erfahrung erzielen sollten, sind verschiedene gemacht worden. Von der Erwägung ausgehend, dass bei schwachen Erregungen namentlich beim Sehorgan subjective Reize sich geltend machen, und dass anderseits die Existenz der Reizhöhe ein Steigen der Empfindung über einen gewissen Maximalwerth verhindert, suchte Helmholtz[3]) die Fundamentalformel in folgender Weise zu ergänzen. Bezeichnet man die als constant angenommene subjective Erregung, durch welche sich das Sinnesorgan stets über der Reizschwelle befindet, mit R_0, so erhält man statt der Fundamentalformel die Gleichung

$$dE = C \cdot \frac{dR}{R + R_0} \, .$$

Nimmt man ferner an, dass C keine Constante sei, sondern eine Function von R, welche die Form besitze $C = \frac{a}{b + R}$, worin b eine sehr große Zahl bezeichne, so wird C für mäßige Werthe von R annähernd unveränderlich sein, bei sehr großen Werthen von R aber rasch abnehmen. Man erhält demgemäß

$$dE = \frac{a\,dR}{(b + R)\,(R_0 + R)} \, ,$$

und hieraus

$$E = \frac{a}{b - R_0} \cdot log. \left[\frac{R_0 + R}{b + R}\right] + H \, .$$

Nach dieser Formel würde die relative Unterschiedsempfindlichkeit bei sehr geringen und bei sehr großen Werthen von R abnehmen, und bei den letzteren würde man sich der Grenze $E = H$ nähern. H würde also das Maximum der Empfindung bezeichnen. Selbst beim Gesichtssinn, für welchen Helmholtz diese Formel zunächst entwickelt hat, wird jedoch durch dieselbe keine zureichende Uebereinstimmung mit der Beobachtung erzielt, da offenbar die unteren Abweichungen weit mehr von andern Bedingungen als von dem sogenannten Eigenlicht der Netzhaut abhängen.

Sodann hat Delboeuf dem Weber'schen Gesetz eine abweichende mathe-

---

1) Wenn Ebbinghaus (Ztschr. f. Psychol. I, S. 468 f.) bemerkt, jede beliebige isolirte Empfindung habe den Werth Null, weil sie quantitativ nur durch Vergleichung mit andern Empfindungen festgestellt werden könne, und der Schwellenwerth unterscheide sich von andern Reizwerthen nur dadurch, dass er der tiefstmöglichen Empfindung des betreffenden Gebiets entspreche, so ist hierauf zunächst zu entgegnen, dass es isolirte Empfindungen überhaupt nicht gibt. Wenn sie aber vorkämen, so würde es uns zwar an Hülfsmitteln zu ihrer Vergleichung fehlen; sie selbst würden aber darum noch keineswegs als »Nullempfindungen« anzusehen sein. Sodann bezeichnet die »tiefstmögliche« Empfindung eines bestimmten Gebietes nichts anderes als eine vom Merklichkeitsgrade Null sehr wenig verschiedene Empfindung im Sinne der obigen Ausführungen.

2) Vgl. hierzu Alfr. Köhler, Phil. Stud. III, S. 588 ff.

3) Physiologische Optik S. 312 ff. 2. Aufl. S. 387 ff.

matische Formulirung zu geben versucht, bei der er neben dem äußern Reizvorgang auch die physiologische Sinneserregung berücksichtigte, indem er die Existenz contrastirender Empfindungen, wie Warm und Kalt, Hell und Dunkel, hypothetisch auf das Verhältniss des oscillatorischen äußeren Reizvorganges R_e zu dem ebenfalls als oscillatorisch gedachten inneren Erregungsvorgange R_i zurückführte[1]). Dieses Verhältniss $\frac{R_e}{R_i}$ ist, wie er annimmt, bei der ersten Einwirkung des Reizes, wo die äußere Reizbewegung überwiegt, > 1, bei hergestelltem Gleichgewicht wird es $= 1$, und bei eintretender Ermüdung wird es < 1. Dem ersten dieser Fälle entspricht eine positive Empfindung (z. B. Weiß), dem dritten eine negative (Schwarz), dem zweiten die Empfindung Null. Demgemäß stellt DELBOEUF die Formel auf

$$E = C\frac{log.\ R_e}{log.\ R_i}.$$

Gegen diese Betrachtungsweise dürfte aber einzuwenden sein, dass die gesetzmäßige Beziehung zwischen Sinneserregung und Empfindung zunächst für den Fall zu bestimmen ist, dass alle Bedingungen mit Ausnahme der Erregungsstärke möglichst constant bleiben, und dass es sich dann erst darum wird handeln können, die besonderen Gesetze der Ermüdung in Rücksicht zu ziehen. Was ferner die letzteren betrifft, so scheint es bedenklich in Bezug auf dieselben Gesetze aufzustellen, die fast ganz auf theoretische Erwägungen gegründet sind, um so mehr, als diese Erwägungen Voraussetzungen einschließen, die theils überhaupt zweifelhaft sind, wie die Annahme der oscillatorischen Erregungsprocesse und ihrer Ausgleichung mit den äußeren Reizen, theils nur in sehr beschränkten, für einzelne Sinnesgebiete gültigen Thatsachen ihre Stütze finden, wie die Annahme positiver und negativer Empfindungsqualitäten.

LANGER[2]) und G. E. MÜLLER[3]) haben endlich vorgeschlagen, die Fundamentalformel in der Weise umzugestalten, dass sie für alle merklichen Empfindungen dem WEBER'schen Gesetze entspricht, dass aber die negativen Empfindungen verschwinden, also, wenn wir wieder die Reizschwelle zur Einheit nehmen, für $R = 1$ und $R < 1$ $E = 0$ wird. Dieser Bedingung kann natürlich genügt werden, aber die Formel, die man erhält[4]), ist so complicirt, dass sie selbst dann, wenn der Widerspruch gegen das negative Vorzeichen berechtigt wäre, schwerlich jemals zur Anwendung kommen würde[5]).

Schließlich seien hier noch einige Versuche der Deutung des WEBERschen Gesetzes und der Fundamentalformel erwähnt, welche von der oben gegebenen psychophysischen Auffassung derselben abweichen. Eine rein physiologische Deutung des Gesetzes zu Grunde legend, entwickelte BERNSTEIN specielle Voraussetzungen über die Erregungsleitung in den Nervencentren, aus denen er die Fundamentalformel ableitete. BERNSTEIN, dem sich WARD anschließt, vermuthet, dass die langsamere Steigerung der Empfindung mit wachsendem Reize in einem Widerstande ihren Grund habe, welcher sich der

1) DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité, p. 25.
2) Die Grundlagen der Psychophysik, S. 60 ff.
3) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 372.
4) MÜLLER a. a. O. S. 374.
5) Zur Kritik der verschiedenen Formulirungsversuche vgl. A. KÖHLER, Phil. Stud. III, S. 580 ff.

Fortpflanzung der Erregung entgegensetze, indem er sich dabei auf die Hemmungserscheinungen beruft, die von der centralen Substanz ausgehen[1]). Um nun die logarithmische Function zu erklären, setzt er voraus, 1) dass die Hemmung innerhalb der centralen Substanz proportional der Größe des Reizes sei, 2) dass die Zahl der Ganglienzellen, welche von der Erregung ergriffen werden, ebenfalls proportional der Reizstärke zunehme, und 3) dass die Intensität einer Empfindung von der Menge der erregten Ganglienzellen abhänge. Diese Voraussetzungen sind aber ganz und gar willkürlich und insbesondere hat die dritte derselben wohl nur eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit. Uebrigens führt die psychologische Deutung keineswegs, wie BERNSTEIN glaubt[2]), »zu dem absurden Schlusse, dass wir für die natürlichen Logarithmen einen angeborenen Sinn haben«, vielmehr beruht diese Aeußerung auf einer gänzlichen Verkennung der Bedeutung mathematischer Formeln. Ungefähr mit demselben Rechte ließe sich gegen BERNSTEIN's eigene Erklärung geltend machen, sie beruhe auf der Voraussetzung, dass wir eine angeborene Kenntniss von der Zahl der Ganglienzellen in unserm Gehirn besitzen.

Eine Ableitung des Maßgesetzes aus dem Princip der Zweckmäßigkeit, die übrigens mit jeder der drei allgemeineren Auffassungen desselben vereinbar ist, hat J. J. MÜLLER zu geben versucht[3]). Jenes Gesetz sagt aus, dass 1) der Empfindungsunterschied derselbe bleibt, wenn das Reizverhältniss constant erhalten wird, und dass 2) die Empfindung erst bei einem bestimmten endlichen Werth des Reizes, dem Schwellenwerthe, beginnt, wobei die Größe des Schwellenwerthes offenbar durch die Erregbarkeit der nervösen Organe mitbestimmt wird. Nehmen wir nun an, es verändere sich die Empfindung dadurch, dass bloß der Reiz variirt wird, während die Erregbarkeit, also der Schwellenwerth S des Reizes derselbe bleibt: dann werden die durch zwei Reize R und R' erzeugten Empfindungen E und E' ausgedrückt durch die Formeln $E = k \cdot log. \frac{R}{S}$ und $E' = k \cdot log. \frac{R'}{S}$, also ist der Empfindungsunterschied

$$E - E' = k \cdot log. \frac{R}{S} - k \cdot log. \frac{R'}{S} = k \cdot log. \frac{R}{R'},$$

d. h. der Unterschied zweier Empfindungen ist bloß von dem Verhältniss der Reize nicht von der Reizbarkeit der nervösen Organe abhängig, da der ihr reciproke Schwellenwerth in der Formel verschwindet. Nehmen wir dagegen an, der Empfindungsunterschied sei durch veränderte Reizbarkeit, also durch Veränderung des Schwellenwerthes verursacht, so wird

$$E - E' = k \cdot log. \frac{R}{S} - k \cdot log. \frac{R}{S'} = k \cdot log. \frac{S'}{S}.$$

Jetzt ist also der Empfindungsunterschied bloß von der veränderten Reizbarkeit, nicht von der Größe des einwirkenden Reizes abhängig[4]). Dies bedeutet, dass einerseits unsere Schätzung der Reizgrößen mittelst der Empfindungen

1) REICHERT's und DU BOIS REYMOND's Archiv 1868, S. 388. Untersuchungen über den Erregungsvorgang, S. 178. WARD, Mind. Oct. 1876, p. 460.

2) REICHERT's und DU BOIS REYMOND's Archiv a. a. O. S. 392.

3) Berichte der sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1870, S. 328.

4) J. J. MÜLLER hat (a. a. O. S. 330 ff.) eine andere weniger elementare Ableitung gegeben.

nicht von dem Zustande der Erregbarkeit beeinflusst wird, und dass anderseits auch die Beurtheilung der Erregbarkeit nach der Empfindungsstärke nicht von der Größe der Reize abhängig ist. Insofern man nun vom praktischen Gesichtspunkte aus die Empfindungen als Zeichen betrachten kann, mittelst deren wir entweder die Stärke der einwirkenden Reize oder den Zustand unserer empfindenden Organe erkennen, lässt sich diese Unabhängigkeit als ein praktischer Vorzug der durch die Maßformel ausgedrückten Beziehung betrachten. Es ist jedoch zu bemerken, dass dieser praktische Nutzen nur so lange von Bedeutung sein kann, als uns sonstige Anlässe gegeben sind, aus denen wir im einen Fall eine variable Stärke der Empfindungen nur auf eine verschiedene Stärke der Reize beziehen, oder im andern Fall annehmen, dass die Reize unverändert geblieben seien und daher die Veränderung der Empfindung nur von Schwankungen der Reizbarkeit herrühren könne. Da wir nun bei der Schätzung unserer Empfindung thatsächlich sehr häufig von solchen Voraussetzungen ausgehen und nicht selten auch aus bestimmten Gründen dazu berechtigt sind, so dürften die von G. E. Müller[1]) gegen diese Betrachtung geltend gemachten Einwände nicht stichhaltig sein. Anderseits ist freilich zuzugestehen, dass teleologische Argumente überhaupt nicht von entscheidendem Werthe und dass sie von sehr dehnbarer Natur sind, wie der Umstand beweist, dass aus ganz ähnlichen Zweckrücksichten Hering eine einfache Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung verlangte.

Neuntes Capitel.

Qualität der Empfindung.

1. Haut- und Gemeinempfindungen.

Die äußere Haut ist verschiedener qualitativ wohl zu unterscheidender Empfindungen, wie Druck, Kälte, Wärme, Schmerz, fähig. Mit diesen Empfindungen scheinen diejenigen qualitativ nahe verwandt zu sein, welche innere Gewebe und Organe, wie Schleimhäute, Muskeln, Knochen, Gelenke, Drüsen u. s. w., wenn geeignete äußere oder innere Reize sie treffen, vermitteln können, und die man unter dem Namen der Gemeinempfindungen zusammenfasst. Da sich überdies beiderlei Empfindungen häufig zu untrennbaren Empfindungsmischungen verbinden, so erscheint es ange-

1) A. a. O. S. 410.

messen, sie auch in der Betrachtung zu einem großen Empfindungsgebiet zu vereinigen.

Die Analyse dieser Empfindungen begegnet hauptsächlich zwei Schwierigkeiten. Die erste besteht in der unbestimmten qualitativen Beschaffenheit vieler Gemeinempfindungen, einer Unbestimmtheit, deren hauptsächlichster Grund darin liegen dürfte, dass diese Empfindungen unter normalen Verhältnissen zu schwach und unter abnormen zu stark sind. Alle Empfindungen werden aber am deutlichsten bei einer mittleren Intensität, am unvollkommensten in der Nähe der Reizschwelle und Reizhöhe unterschieden. Die zweite Schwierigkeit liegt darin, dass die meisten Haut- und Gemeinempfindungen von zusammengesetzter Beschaffenheit sind, und dass wir sie häufig nicht mit Sicherheit in ihre Bestandtheile zu sondern vermögen. Dieses Hinderniss macht sich vorzugsweise bei denjenigen Empfindungen geltend, die in inneren Reizen ihre Quelle haben, also vor allem bei den Gemeinempfindungen, außerdem aber auch bei allen an die Bewegungen und Stellungen der Theile unseres Körpers gebundenen Empfindungen. Indem die inneren Reize, aus denen sie entspringen, unserer unmittelbaren Beobachtung unzugänglich sind, entziehen sie sich meistens zugleich einer willkürlichen Variation, und es wird daher in der Regel unmöglich, anzugeben, ob eine bestimmte Empfindung aus mehreren von einander unabhängigen Reizungsvorgängen hervorgegangen sei oder nicht.

Zum Zweck der psychologischen Untersuchung scheiden wir dieses ganze Gebiet angemessen in drei Classen von Empfindungen: 1) in die äußeren Tastempfindungen; unter ihnen wollen wir alle durch das äußere Tastorgan, die Haut, vermittelten Empfindungen verstehen, welche durch äußere Sinnesreize, z. B. durch den Druck von Gewichten, durch äußere Temperatureinwirkungen u. s. w., erzeugt werden; 2) in die inneren Tastempfindungen; so wollen wir diejenigen an die Function der Tastorgane gebundenen Empfindungen nennen, die in inneren Reizen ihren Grund haben, welche durch die Lage eines beweglichen Körpertheils, durch die Bewegung der Tastorgane, sowie durch die Kraftleistungen ihrer Muskeln irgendwie ausgelöst werden; 3) in die Gemeinempfindungen, unter denen wir schließlich alle sonstigen aus inneren Reizen hervorgehenden und in dem physiologischen oder pathologischen Zustand der Organe begründeten Empfindungen verstehen. Diese drei Classen von Empfindungen bilden demnach eine Stufenfolge, in der die inneren Tastempfindungen zwischen dem vollständig den übrigen Sinnesorganen gleichgearteten äußeren Tastsinn und den Gemeinempfindungen in der Mitte stehen. Den letzteren gehören jene Empfindungen insofern an, als sie auf inneren Reizen beruhen und darum auch auf unser subjectives Gesammtbefinden, das Gemein-

gefühl, von größerem Einflusse sind als die äußeren Sinnesempfindungen[1]; mit dem ersteren aber stehen sie deshalb in einem näheren Zusammenhang als die eigentlichen Gemeinempfindungen, weil sie fortwährend mit den Functionen der übrigen Sinne, namentlich des äußeren Tastsinns, zusammenwirken und in dieser Verbindung einen wichtigen Einfluss auf unsere Vorstellungen gewinnen. Eine eigenthümliche Zwischenstellung zwischen den Tast- und Gemeinempfindungen nehmen endlich noch die Schmerzempfindungen ein, welche überall der Ausdruck einer directen zerstörenden Einwirkung auf sensible Nerven sind, daher sie ebensowohl im Gebiet des Tast- wie des Gemeinsinnes, ja, wenngleich seltener, bei allen übrigen Sinnesnerven vorkommen können[2]).

Vor allem bei den Haut- und Gemeinempfindungen thut es noth, daran zurückzuerinnern, dass wir unter einer Empfindung überall nur eine einfache Bewusstseinsqualität zu verstehen haben, in der als solcher nicht das geringste von dem enthalten ist, was durch die Verarbeitung zahlreicher Empfindungscomplexe zu Vorstellungen schließlich aus ihr hervorgeht. Die Empfindung, die durch einen Druck auf die Haut, durch die Bewegung eines Tastorgans oder durch die Kraftleistung gewisser Muskeln hervorgebracht wird, enthält an und für sich weder eine Beziehung auf die Organe, in denen sie durch äußere oder innere Reize entstanden ist, noch eine Hindeutung auf die Beschaffenheit dieser Reize oder überhaupt auf irgend etwas, das zu der einfachen Qualität der Empfindung als deren nähere Bestimmung hinzutreten müsste. Bei den Haut- und Gemeinempfindungen wird dieser einfache, durch den psychologischen Begriff der Empfindung von selbst geforderte Gesichtspunkt wohl deshalb leichter übersehen als anderwärts, weil in diesem Fall die Namen, die wir den einzelnen Empfindungsqualitäten beilegen, verhältnissmäßig neue Schöpfungen sind, die überall noch deutlich die Spuren ihres Ursprungs an sich tragen, so dass man nun verführt wird, die Bedeutung des Namens auf die Sache selbst zu übertragen. Man gesteht daher im allgemeinen leicht zu, dass bei den Empfindungen Blau, Roth, Gelb weder an das empfindende Auge oder gar dessen Netzhaut noch an irgend einen bestimmten rothen, blauen oder gelben Gegenstand gedacht werde. Aber wenn von Gelenk- oder

---

1) Vgl. Cap. X.

2) Es scheint mir nicht berechtigt, den Schmerz nur als ein Gefühl, das andere Empfindungen begleitet, nicht aber selbst als eine Empfindung anzuerkennen. (Vgl. z. B. Alfr. Lehmann, Das Gefühlsleben. Leipzig 1892, S. 38.) Der Schmerz ist stets eine Empfindung und ein heftiges Unlustgefühl zugleich. Als Empfindung kann er sich mit andern Empfindungen, wie Druck-, Temperaturempfindungen, verbinden, aber er kann auch, namentlich im Gebiet des Tast- und Gemeinsinns, für sich allein auftreten. Wahrscheinlich hat übrigens der übertragene Gebrauch des Wortes »Schmerz« für Unlustgefühle jeder Art bei jener Auffassung, dass der Schmerz als sinnliche Empfindung keine selbständige Empfindungsqualität sei, einigermaßen mitgewirkt.

Muskelempfindungen die Rede ist, so verbindet sich damit leicht die Meinung, dass sie an und für sich in die Gelenke oder Muskeln verlegt werden; oder bei Kraftempfindungen, Druckempfindungen u. dergl. ist man geneigt, an die Vorstellung, wenn nicht gar an den physikalischen Begriff einer Kraft, eines drückenden Gewichtes zu denken. Dieser Vermengung gegenüber, die namentlich in der Lehre von den sogenannten Bewegungs- und Muskelempfindungen viel Verwirrung angerichtet hat, sei ein für allemal bemerkt, dass wir hier, ebenso wie bei allen andern Sinnen, die Empfindungen nicht anders bezeichnen können, als indem wir entweder die Organe namhaft machen, deren Function nachweislich zu ihrer Entstehung erforderlich ist, oder indem wir auf die äußeren Bedingungen hinweisen, unter denen sie auftreten. In diesem Sinne reden wir von Gelenkempfindungen, Muskelempfindungen oder von Druckempfindungen, Kraftempfindungen u. s. w., lediglich um anzudeuten, dass diejenigen Empfindungen gemeint sind, die in den Gelenken, in den Muskeln oder beim Druck von Gewichten, bei der Kraftleistung der Muskeln entstehen. Aber es soll damit nicht entfernt gesagt sein, dass der Empfindungsqualität an und für sich schon eine Ortsbeziehung auf Gelenk und Muskel oder gar die Vorstellung einer Kraft- oder Gewichtsgröße innewohne. Wie solche Verbindungen und Beziehungen, die in unseren wirklichen Vorstellungen freilich niemals ganz fehlen, entstehen, dies nachzuweisen wird hier wie überall erst die Aufgabe einer Analyse der Vorstellungsentwicklung sein können.

Wir unterscheiden zwei Arten äußerer Tastempfindungen: die Druck- und die Temperaturempfindungen. Zwar vermittelt das Tastorgan unter dem Einfluss äußerer Reize noch andere Empfindungen, wie z. B. die Kitzel- und Schmerzempfindung; da aber diese, wie wir sehen werden, stets durch Miterregung anderer sensibler Nerven über das Gebiet des Tastorgans hinaus sich ausbreiten, so wird es angemessener sein, sie einer besonderen Gruppe complexer Gemeinempfindungen zuzurechnen, an der sich neben andern Erregungen auch Tastempfindungen betheiligen. Zuweilen hat man ausser den Druck- und Temperaturempfindungen noch eine Berührungsempfindung unterschieden und vorzugsweise in ihr die specifische Function des Tastorgans gesehen [1]). Für ihre Trennung von den Druckempfindungen lassen sich aber keine zureichenden Gründe geltend machen.

Druckempfindungen, die durch räumlich getrennte Theile der Hautoberfläche vermittelt werden, sind zwar in ihrer qualitativen Be-

1) Meissner, Beitäge zur Anatomie und Physiologie der Haut. Leipzig 1853, und Zeitschr. f. rat. Medicin. N. F. IV, S. 260. Richet, Recherches expérimentales et cliniques sur la sensibilité. Paris 1877, p. 205. 216.

schaffenheit einander ähnlich, aber sie gleichen sich keineswegs vollständig. Wenn wir z. B. auf die Rücken- und die Hohlfläche der Hand zwei einander objectiv völlig gleichende Druckreize einwirken lassen, so bemerken wir auch abgesehen von der Beziehung der Eindrücke auf verschiedene Stellen der Haut deutlich eine qualitative Verschiedenheit. Wir sind aber allerdings so sehr daran gewöhnt, diese letztere mit der örtlichen Unterscheidung in Verbindung zu setzen, dass es besonderer Aufmerksamkeit bedarf, um sich dieselbe zum Bewusstsein zu bringen. Diese locale Färbung der Druckempfindung stuft sich, wie es scheint, stetig ab von einem Punkte zum andern, indem sie an den im Tasten vorzugsweise geübten nervenreichsten Theilen, wie an den Fingern oder Lippen, schneller sich verändert, an den minder geübten und nervenärmeren dagegen, wie Schenkeln oder Rücken, über größere Flächen annähernd constant bleibt.

Lässt man auf ein und dasselbe Hautgebiet von constanter Empfindungsbeschaffenheit verschiedenartige Körper als Druckreize einwirken, so bemerkt man, auch wenn Begrenzung, Größe und Gewicht sowie die Temperatur der Objecte möglichst einander gleichen, dennoch je nach der Beschaffenheit ihrer Oberfläche qualitativ verschiedene Empfindungen. So unterscheiden wir namentlich glatte und rauhe, spitze und stumpfe, harte und weiche Eindrücke, wobei zwischen den durch diese Wörter bezeichneten Gegensätzen alle möglichen Uebergänge stattfinden können. Nicht minder erzeugt der Druck flüssiger Körper eine eigenthümliche Tastempfindung, die wieder einigermaßen mit der Beschaffenheit der Flüssigkeit und namentlich je nachdem die Haut durch dieselbe benetzbar ist oder nicht variirt. Ebenso charakteristisch ist die Empfindung, die der Widerstand der bewegten Luft hervorbringt, und wesentlich anders gestalten sich hier wieder der Effect eines Windstoßes, die Erschütterung durch starke Schallvibration und die leise Druckempfindung, welche bei der Bewegung im Finstern durch die Reflexion der Luft an festen Gegenständen, denen wir uns nähern, entsteht. Druckempfindungen der letzteren Art verrathen meist dem Blinden die Hindernisse, die sich ihm in den Weg stellen. Charakteristisch verschieden von allen Arten positiver Druckwirkung ist endlich jene Empfindung, die entsteht, wenn wir eine Hautstelle einem negativen Druck aussetzen, indem wir sie etwa in Berührung mit einem luftverdünnten Raume bringen. In allen Fällen ist es übrigens Bedingung zum Zustandekommen einer Empfindung, dass der Druckreiz auf eine bestimmte Hautstelle beschränkt sei. Den Druck der Atmosphäre, der gleichförmig auf unsere ganze Hautoberfläche einwirkt, empfinden wir nicht; selbst einen Druck, dem ein einzelnes Glied unseres Körpers ausgesetzt wird, empfinden wir vorzugsweise an der Stelle, wo die comprimirte und die druckfreie Hautregion an einander grenzen. Bedient man sich zu

diesem Versuch des Drucks von Flüssigkeiten, indem man z. B. einen Finger oder die Hand in ein Gefäß mit Quecksilber taucht, welches eine der Hautwärme gleiche Temperatur hat, so kann übrigens die auffallend stärkere Druckempfindung an der Begrenzungsstelle zum Theil auch durch die elastische Spannung der Flüssigkeit an ihrer Oberfläche bedingt sein, eine Spannung, die namentlich bei flüssigen Metallen ziemlich beträchtlich ist[1]). Bei Flüssigkeiten von geringer Schwere, wie Oel oder Wasser, kann es leicht geschehen, dass überall, ausgenommen an der Begrenzungsstelle, die Druckempfindung unmerklich wird; dagegen unterscheidet man beim Eintauchen der Hand in Quecksilber deutlich die stärkere Empfindung an der Begrenzungsstelle von der schwächeren unterhalb derselben, welche letztere mit wachsender Tiefe zunimmt[2]).

Es ist nicht wahrscheinlich, dass die oben unterschiedenen Druckempfindungen des Spitzen und Stumpfen, Weichen und Harten u. s. w. sowie der mannigfachen Widerstandsformen flüssiger und gasförmiger Körper wirklich als verschiedene einfache Qualitäten anzusehen sind, sondern es handelt sich hier wohl überall um eine und dieselbe Empfindung, die nur theils in ihrer Stärke, theils in ihrer räumlichen Vertheilung, theils in ihrem zeitlichen Verlaufe mannigfache Unterschiede und Combinationsformen darbietet. In der That ist nicht zu leugnen, dass z. B. der Gegensatz einer glatten und einer rauhen Fläche auf der dort vollkommen stetigen, hier discontinuirlichen Ausbreitung des Eindrucks beruht, ebenso der des Harten vom Weichen auf der verschiedenen Intensität und auf dem abweichenden zeitlichen Verlauf der Empfindungen. Eine wesentliche Eigenthümlichkeit der Druckempfindungen dürfte demnach darin bestehen, dass sie uns in der Regel als räumliche und zeitliche Complexe einfacher Druckqualitäten gegeben sind, und dass gewisse dieser Complexe constante Verbindungen mit einander eingehen, die ihnen für unser Bewusstsein nahezu den Charakter untheilbarer und darum scheinbar einfacher Empfindungen verleihen.

Mit den Druckempfindungen verbinden sich Temperaturempfindungen, sobald sich die Temperatur der mit dem Tastorgan in Berührung kommenden Körper über oder unter jenem physiologischen Nullpunkt befindet, welcher durch Adaptation an eine bestimmte Eigentemperatur sich ausgebildet hat (vgl. S. 385). Wir unterscheiden hier zwei Qualitäten, die Wärme- und Kälteempfindung. Jede dieser Qualitäten ist

1) Vgl. C. Marangoni in Wiedemann's Beiblättern zu den Annalen der Physik, III, 1879, S. 842.

2) Die Angabe von Meissner (Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. VII, S. 92), dass unter allen Umständen nur an der Grenzstelle Druckempfindung auftrete, kann ich nach meinen Beobachtungen nicht bestätigen.

nur intensiver Veränderungen fähig, wobei zugleich die Wärmeempfindungen eine größere Zahl von Gradabstufungen durchlaufen können als die Kälteempfindungen, wahrscheinlich weil die Einwirkung der Kälte rasch die Erregbarkeit abstumpft. Auch Wärme und Kälte empfinden wir, ähnlich wie den Druck, nur dann, wenn der Reiz auf eine mehr oder weniger beschränkte Stelle der Haut einwirkt, indem wir dann diese Stelle als wärmer oder kälter im Vergleich mit ihrer Umgebung auffassen. Ein die ganze Haut gleichförmig treffender Temperaturreiz, wie z. B. beim Sprung in ein kaltes oder warmes Bad, wird dagegen nur vorübergehend, bis die früher erwähnte Anpassung der Haut eingetreten ist, als Wärme oder Kälte empfunden. Diese Thatsache lässt sich wohl zusammen mit der Erscheinung, dass wir auch den Druck nur bei localer Beschränkung wahrnehmen, auf jenes Princip der Relativität der Empfindungen zurückführen, welches bei der Auffassung der Stärke der Empfindungen in dem Weber'schen Gesetze seinen Ausdruck findet.

Die intensiveren Druck- und Temperaturempfindungen verbinden sich mit Schmerzempfindungen, und bei einer gewissen Höhe der Reizwirkung verdrängen die letzteren völlig die ersteren. Sehr schwache Wärmeempfindungen können ferner zuweilen mit minimalen Druckempfindungen verwechselt werden[1]. Offenbar entspringt aber diese Verwechselung erst aus der Auffassung der Empfindungen, und sie wird hier möglich, weil wir Druck- und Temperaturreize auf das nämliche Sinnesorgan beziehen. Ehe wir die Art der Erregung unserer Haut mit Bestimmtheit unterscheiden, bildet sich namentlich bei sehr schwachen Reizen zuvor schon die Vorstellung, dass irgend eine Erregung stattfinde. Druck- und Temperaturempfindungen sowie die beiden Qualitäten der letzteren beruhen aber nicht bloß auf qualitativ verschiedenen Erregungsvorgängen der nämlichen Endorgane, sondern sie sind wahrscheinlich auch an verschiedene Apparate der Haut oder wenigstens an Structurbedingungen der sensibeln Nerven, die in verschiedenen Theilen ihres Verlaufs verschiedene sind, gebunden. Dies ergibt sich aus der Einwirkung von nahehin punktförmigen Druck-, Wärme- und Kältereizen. Sie zeigt, dass die beiden letzteren nur an gewissen räumlich getrennten Punkten der Haut wirksam, und dass die für Kälte und Wärme empfindlichen Punkte wieder von einander gesondert sind. Bei Druckreizen ist ein solcher localer Unterschied jedenfalls nur insofern vorhanden, als gewisse Punkte für Druckreize empfindlicher sind als andere. Ebenso scheint die Schmerzempfindlichkeit an keiner Stelle der Haut zu fehlen[2]. Das scheinbare abweichende Ver-

---

1) Fick und Wunderli, Moleschott's Untersuchungen, VII, S. 393.
2) Magnus Blix, Zeitschr. f. Biologie, XX, S. 141, XXI, S. 145 ff. Goldscheider,

halten punktförmiger Wärme- und Kältereize kann aber hier leicht nur auf der viel langsameren Fortpflanzung der Temperaturreize beruhen. Letzteres ist um so wahrscheinlicher, als die Existenz specifischer Endorgane für die Temperatur- ebenso wie für die Druckreize sehr zweifelhaft ist[1]).

Abgesehen von der verschiedenen Empfindungsqualität äußert sich der wesentliche Unterschied der Druck- und der Temperaturreizung auch darin, dass die erstere, so lange die Reize eine mäßige Intensität nicht überschreiten, nur eine sehr kurze, die letztere dagegen eine ziemlich lange Nachempfindung im Gefolge hat. Doch lassen sich messende Versuche nur mit Druckreizen ausführen. Hier fand BLOCH[2]) bei der Anwendung annähernd momentaner elektrischer Reize, dass das Intervall zwischen zwei Stromstößen bis auf $^1/_{83}$, bei mechanischen Reizen aber nur auf $^1/_{50}$—$^1/_{70}$ verringert werden konnte, um eine continuirliche Empfindung hervorzubringen[3]). Von den Wärme- und Kältereizen lässt sich nur sagen, dass, wie die unmittelbare Beobachtung lehrt, die Empfindung nach der Einwirkung des Reizes sowohl langsamer ansteigt wie auch allmählicher wieder verschwindet; messende Versuche sind aber hier noch nicht ausgeführt.

Am leichtesten und sichersten lassen sich unter den genannten Reizpunkten die Kältepunkte nachweisen. Bewegt man eine abgekühlte abgestumpfte Metallspitze über irgend eine Hautstrecke, so markiren sich sehr scharf die Punkte, an denen man die Kälte wahrnimmt, gegenüber jenen, an denen bloß

PFLÜGER's Archiv, XXXIX, S. 96 ff., Archiv f. Physiol., 1885, Suppl. S. 1 ff., 1886, Suppl. S. 189 ff. 1887, S. 473 ff. DONALDSON, Mind, X, 1885, p. 399 ff.

1) Vgl. oben S. 303.

2) Travaux du laboratoire de M. MAREY, III, 1877, p. 123, IV, 1879, p. 259.

3) BLOCH benutzte als mechanische Tastreize die Berührungen vibrirender Stimmgabeln. Dabei ergab sich zugleich, dass die Nachdauer mit der Empfindlichkeit des gereizten Theils etwa von $\frac{1}{30}$ bis auf $\frac{1}{70}$ abnahm. Größere Werthe, von $\frac{1}{20}$—$\frac{1}{32}$'', fand PREYER, als er die Zähne einer rotirenden gezahnten Rolle auf die Haut einwirken ließ, was also mit der größeren Intensität dieser Reize zusammenhängen kann. (PREYER, die Grenzen des Empfindungsvermögens und des Willens. Bonn 1866, S. 37.) Bei der Benutzung von Stimmgabeln zu den Berührungsversuchen ist darauf zu achten, dass die Stimmgabeln nicht in Folge des Widerstandes der Haut bloß in Intervallen schwingen, die durch kurze Zeiten der Ruhe unterbrochen sind. Wenn SERGI (Zeitschr. f. Psych. u. Phys. d. S. III, S. 175 ff.) fand, dass bei Stimmgabeln von weit über 100, ja selbst von 1000 Doppelschw. noch die Succession der Empfindungen deutlich an der Volarseite der Fingerspitzen wahrzunehmen war, so ist der Gedanke, dass es sich dabei um solche Intervallerscheinungen gehandelt habe, kaum abzuweisen. Eine eigenthümliche Nachempfindung beobachteten GOLDSCHEIDER und GAD bei elektrischer wie bei mechanischer Reizung in der Form einer secundären Empfindung, die von der primär dem Reize folgenden durch ein leeres Intervall (von durchschnittlich 0,34 Sec.) getrennt war (Archiv f. Physiol. 1891, S. 164, Zeitschr. f. klin. Med. XX, S. 339 ff.). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass es sich hier um eine durch die Doppelheit der sensibeln Leitung bedingte Erscheinung handelt, wobei die primäre Empfindung durch die directe, die secundäre durch die den Umweg über die graue Substanz einschlagende Leitung vermittelt wird, um dieselben Bedingungen also, die der verschiedenen Leitungsgeschwindigkeit von Tast- und von Schmerzreizen zu Grunde liegen. (Vgl. S. 111 f.)

die Berührung empfunden wird. Etwas schwieriger ist die Nachweisung der Wärmepunkte, weil starke Temperaturreize Schmerz erregen, schwache aber die Normaltemperatur der Haut allzuwenig übertreffen. Nach den Untersuchungen GOLDSCHEIDER's ist der Wärmesinn überall intensiv und extensiv geringer entwickelt als der Kältesinn, und beide werden wieder übertroffen durch den Drucksinn, dessen Punkte am dichtesten gelagert sind. Die Vertheilung der drei Arten von Punkten ist im allgemeinen eine radienförmig der Ausstrahlung der Nervenzweige folgende. Sehr häufig sind die Haarwurzeln die Mittelpunkte der Radien. In den verschiedenen Hautregionen ist die Empfindlichkeit für alle drei Reize bekannten Erfahrungen gemäß eine wechselnde. So ist die Temperaturempfindlichkeit an Augenlid, Stirn, Wange, Kinn am größten, kleiner an Brust, Bauch, Arm, Hand, am kleinsten am Unterschenkel und Fuß. Durchweg ist die Temperaturempfindlichkeit an der Eintrittsstelle eines sensiblen Nerven größer als in der Peripherie seines Verbreitungsbezirks. Hieraus folgt, dass im allgemeinen der Temperatursinn der Extremitäten zunimmt mit der Annäherung an den Rumpf, im Gegensatz zu dem Drucksinn, dessen Punkte an den durch feineren Ortssinn ausgezeichneten Stellen, wie an den Finger- und Zehenspitzen, am dichtesten angeordnet sind (vgl. Cap. XI). Schwache mechanische und elektrische Reize bringen nicht bloß auf die Temperatur- oder Druckpunkte selbst einwirkend die specifischen Empfindungen hervor, sondern es kann auch bei schwacher Reizung der Nervenstämme, wie des nerv. ulnaris, der Handnerven, eine peripherische Ausstrahlung von Temperatur-, namentlich Kälteempfindungen, und von Druckempfindungen beobachtet werden. In der Beschränkung der erhöhten Empfindlichkeit für Druckreize auf annähernd punktuelle Hautstrecken hat wohl die eigenthümliche Empfindung des »körnigen«, welche GOLDSCHEIDER den Druckpunkten zuschreibt, ihren Grund. Es dürfte das aber kaum zureichen, ihnen deshalb mit diesem Beobachter eine specifische Qualität zuzutheilen und auf diese Weise den Drucksinn als einen besonderen Sinn, der von dem über die ganze Haut verbreiteten Tastsinn verschieden sei, aufzufassen. Alles spricht vielmehr dafür, dass die sogenannten Druckpunkte lediglich solche Stellen sind, an denen durch besondere Hülfsapparate den Tastnerven ein höherer Grad von Druckempfindlichkeit verliehen wird. Eher könnte man aus den angeführten Beobachtungen schließen, dass für die Wärme- und Kälteempfindungen besondere Endapparate existirten. Aber die anatomischen Befunde unterstützen, wie wir früher sahen, diese Vermuthung nicht. (Vgl. S. 302 ff.) Immerhin mag zugegeben werden, dass in Anbetracht der Schwierigkeiten, welche der sicheren Nachweisung der Nervenendigungen im Wege stehen, neben der Annahme, dass es besondere Endorgane des Temperatursinns überhaupt nicht gibt, wohl auch die andere nicht ganz ausgeschlossen ist, tiefer gelegene Oberhautzellen, mit denen Endfibrillen der Nerven in Verbindung stehen, seien die Träger der Temperaturempfindung. Eine solche Verbindung ist in der That mehrfach behauptet worden. (Vgl. S. 300 Anm.) Es würde, wenn sie sich bestätigen sollte, der Temperatursinn offenbar in eine noch nähere Analogie treten zu den chemischen Specialsinnen, bei denen überall Endzellen von epithelialer Bedeutung die Transformation des Reizes bewirken.

An die Nachweisung distincter Wärme- und Kältepunkte hat GOLDSCHEIDER die Folgerung geknüpft, es könne die Temperaturempfindung nicht in der auf S. 385 dargestellten Weise aus der Abweichung von der den Einflüssen der Adaptation unterworfenen Eigenwärme der Haut erklärt, sondern es müsse zu der einst

von E. H. Weber gemachten Annahme zurückgekehrt werden, dass Wärmezufuhr als Wärmereiz, Wärmeentziehung als Kältereiz wirke. Dem stehen jedoch die bestimmten Erfahrungen über die Adaptation des physiologischen Nullpunktes der Eigenwärme an die Außentemperatur entgegen. Auch würde es ebenso gut möglich sein, dass diese Vorgänge der Anpassung in zwei verschiedenen Apparaten, als dass sie sich in einem einzigen vollziehen. Wenn es nie vorkommt, was hierbei als möglich erwartet werden könnte, dass an einer und derselben Hautstelle wegen ungleicher Adaptation der Temperaturorgane gleichzeitig Wärme und Kälte empfunden wird, so könnte dies leicht aus dem intensiven und extensiven Uebergewicht der Kältepunkte erklärt werden, wonach der Adaptationszustand der letzteren immer in erster Linie für die Bestimmung des Nullpunktes entscheidend sein müsste[1]). Endlich hat noch Goldscheider in der Unabhängigkeit der Kälte-, Wärme- und Druckpunkte von einander und in der Möglichkeit, durch Reizung eines Tastnerven die Empfindungen dieser drei Endorgane excentrisch auszulösen, einen Beweis für die Existenz specifischer Nervenfunctionen in dem Sinne gesehen, dass jede dieser Empfindungen unabänderlich an bestimmte centrale Zellen gebunden sei, auf deren ursprünglicher Verschiedenheit demnach diese Empfindungen beruhen sollen. Nur bezüglich der Schmerzempfindungen, die, wie hauptsächlich Magnus Blix nachwies, wahrscheinlich nur durch directe Reizung der Nerven entstehen, bezweifelt auch Goldscheider die Existenz besonderer centraler Zellen. Dem muss jedoch entgegengehalten werden, dass der von den Vertheidigern der specifischen Sinnesenergien vertheidigte Satz, jeder Sinnesnerv und jedes Endorgan reagire auf jeden beliebigen Reiz nur mit e i n e r specifischen Empfindungsqualität, gerade beim Tastsinn nicht beweisbar ist. Vor allem ist es nicht möglich, in den Temperaturpunkten durch andere als Temperaturreize, z. B. durch Druck und Elektricität, Kälte- und Wärmeempfindungen mit Sicherheit auszulösen[2]). Sodann aber ist die Annahme specifischer Druckpunkte von ähnlicher localer Sonderung, wie die Temperaturpunkte solche sind, nicht haltbar, sondern die Beobachtung zeigt, dass der Drucksinn über die ganze Hautoberfläche stetig verbreitet ist und nur an einzelnen Stellen Punkte größerer Empfindlichkeit darbietet. Setzt man voraus, dass die Tastkörper und Endkolben die Gebilde sind, die diese größere Druckempfindlichkeit bedingen, so bleibt dann aber angesichts des beschränkten Vorkommens derselben nur übrig anzunehmen, dass die Nervenausbreitungen selbst ebenso Druck- wie Schmerzempfindungen vermitteln.

Neben den Druck- und Temperaturempfindungen sind in einem weiteren Sinne dem Gebiete des Tastsinns auch diejenigen Empfindungen zuzurechnen, welche sich mit den Bewegungen der äußern Körpertheile verbinden. In der Regel wirken bei der Thätigkeit der Tastorgane diese

---

1) Max Dessoir (Arch. f. Physiol. 1892, S. 253) bestreitet überhaupt die locale Sonderung der Kälte- und Wärmepunkte, da er bei Wiederholung der Versuche in der Regel nicht die nämlichen Punkte wiederfinden konnte. Vgl. jedoch hierzu Goldscheider, Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. V, S. 118.

2) Die entgegengesetzten Angaben von Blix und Goldscheider dürften wohl auf der nämlichen Verwechselung schwacher Druck- und Temperaturreize beruhen, wie sie in den Versuchen von Fick und Wunderli zur Beobachtung kamen (S. 416).

inneren Tastempfindungen mit den bei der Berührung der Gegenstände entstehenden Druck- und Temperaturempfindungen zusammen und tragen auf solche Weise wesentlich mit bei zu den Vorstellungen, die wir uns von der physischen Beschaffenheit der Körper bilden. Auch sie bieten qualitative Unterschiede dar, die nicht sowohl auf der Differenz einfacher Empfindungsqualitäten als vielmehr auf der verschiedenen räumlichen und zeitlichen Combination qualitativ gleichförmiger, aber in ihrer Intensität mannigfach abgestufter Empfindungen beruhen. Die bei einer Bewegung geleistete Arbeit wird bekanntlich durch das Product des gehobenen Gewichtes p in die Erhebungshöhe h gemessen. Unsere die Bewegung begleitende Empfindung wächst nun nicht etwa in ihrer Intensität einfach diesem Producte $p \,.\, h$ proportional, sondern wir unterscheiden die beiden Factoren desselben: dem Gewichte p entspricht die Kraftempfindung, der Erhebungshöhe h die Bewegungsempfindung. Beide sind unabhängig von einander veränderlich. Nicht nur kann bei constant bleibendem Gewichte die Bewegungsempfindung je nach dem Umfang der Zusammenziehung wechseln, sondern wir können auch eine isolirte Veränderung der Kraftempfindung hervorbringen, wenn wir bei gleich bleibendem Contractionszustande die Belastung eines Körpertheils wechseln lassen. Von beiden Empfindungsarten scheint wieder die Kraftempfindung die einfachsten Verhältnisse darzubieten, insofern sie in ihrer Qualität einförmiger, dafür aber einer sehr feinen intensiven Abstufung fähig ist. Die Bewegungsempfindung dagegen dürfte stets aus einer Mehrheit qualitativ verschiedener Empfindungen bestehen, die sich theils simultan verbinden, theils in einer bestimmten zeitlichen Folge an einander reihen. So bemerken wir, dass bei der Bewegung eines Gliedes, z. B. des Armes, die Orte der deutlichsten Empfindung im Verlauf der Contraction wechseln: im Anfang derselben wird etwa vorzugsweise im Handgelenk die Bewegung empfunden, und bei fortschreitender Contraction wandert die Stelle der intensivsten Empfindung allmählich nach dem Ellenbogen- und Schultergelenk. Daneben beobachtet man aber, dass noch zahlreiche andere Punkte zu- oder abnehmende Empfindungen vermitteln. Insofern nun hierbei jede locale Empfindung geringe qualitative Unterschiede darbietet, besteht offenbar die gesammte Bewegungsempfindung aus einem sehr verwickelten Complex elementarer Empfindungen, deren jede bestimmte zeitliche Veränderungen in ihrer Intensität erfährt. Als die relativ einfacheren, immer aber selbst noch sehr zusammengesetzten Bestandtheile, aus denen eine dem Uebergang eines Theils aus einer Stellung A in eine Stellung X entsprechende Bewegungsempfindung resultirt, bleiben so die einzelnen Lageempfindungen A, B, C . . . übrig. Die Analyse aller dieser Empfindungen ist deshalb hauptsächlich schwierig, weil wir uns gewöhnt haben, dieselben

auf ihre zusammengesetzten Effecte, die Bewegungszustände der Theile unseres Leibes, zu beziehen. Indem jede elementare Empfindung in einem gegebenen Complex nur insofern für uns einen Werth besitzt, als sie sich an der Bildung der Bewegungsvorstellung betheiligt, haben wir die Fähigkeit verloren sie unabhängig von dieser Verwerthung aufzufassen. Eine weitere Schwierigkeit erwächst aus der innigen Verbindung, welche die Kraft- und die Bewegungsempfindung unter einander eingehen. Ohne Zweifel ist diese Verbindung zugleich der Anlass zu einer nicht selten bemerklichen Vermengung beider bei ihrer Verwerthung zu Vorstellungen. Bei der Erhebung eines ungewöhnlich großen Gewichts sind wir geneigt, die Erhebungshöhe zu überschätzen. In noch höherem Maße beobachtet man solche Täuschungen in paretischen Zuständen, wo bei der Bewegung eines halb gelähmten Gliedes nicht nur die Empfindung einer außerordentlichen Schwere desselben, also eine gesteigerte Kraftempfindung, vorhanden ist, sondern meistens zugleich der Umfang der Bewegungen mehr oder weniger erheblich überschätzt wird. Umgekehrt dagegen wird ein Gewicht unterschätzt, wenn wir uns auf eine im Verhältniss zu demselben überschüssige Kraftleistung vorbereitet haben, wodurch eine schnellere und extensivere Erhebung zu Stande kommt.

Eine Trennung der Bewegungs- von der Kraftempfindung ist nur in zwei Fällen möglich: 1) bei der passiven durch äußere Druck- oder Zugkräfte bewirkten Bewegung eines Gliedes, wo die Kraftempfindung hinwegfällt und nur die Bewegungsempfindung, in der Regel verbunden mit den durch die äußeren Kräfte ausgelösten Druckempfindungen, übrig bleibt; 2) bei solchen Kraftanstrengungen der Muskeln, bei denen entweder durch äußere Widerstände oder durch den innern der Antagonisten der betreffende Körpertheil seine Lage nicht verändert, und wo demnach keine Bewegungsempfindung, wohl aber eine Kraftempfindung, zumeist verbunden mit äußeren Druckempfindungen, stattfindet.

Mit der Bewegungsempfindung steht die Lageempfindung eines Körpertheils in nahem Zusammenhang; sie entsteht dann, wenn eine bestimmte Stellung während einer gewissen Zeit entweder durch äußere Kräfte oder durch Muskelwirkungen festgehalten wird. Aehnlich sind die unter gewissen Bedingungen zu beobachtenden Compressions- und Zugempfindungen, von denen die ersteren durch äußere Widerstände, die sich der Bewegung eines Gliedes entgegenstellen, die letzteren durch den Zug von Gewichten erzeugt werden, den Kraftempfindungen verwandt. Abweichender verhält sich die Ermüdungsempfindung der Muskeln. Sie ist eine auch bei vollkommener Ruhe der Theile andauernde Empfindung, die, so lange sie von geringer Intensität ist, bei eintretender Bewegung vollständig durch die Bewegungs- und Kraftempfindungen ver-

drängt werden kann, wogegen sie in ihren intensivsten Graden durch die Bewegung gesteigert zu werden pflegt. Die Ermüdungsempfindung gehört aber bereits zu den Gemeinempfindungen, da von ihr unser allgemeines körperliches Befinden in hohem Grade beeinflusst wird. Das Schwächegefühl der Kranken und Altersschwachen beruht wahrscheinlich ganz und gar auf der Muskelermüdung.

Gegenüber so vielgestaltigen Empfindungen, welche an die Bewegung geknüpft sind, bald sie begleitend, bald als ihre Nachwirkungen zurückbleibend, drängt sich von selbst die Vermuthung auf, es möchten dieselben sehr verschiedene Quellen haben. Nichts desto weniger hat sich in der Physiologie meistens die Tendenz geltend gemacht, alle diese Empfindungen wo möglich aus einer Quelle abzuleiten. In dieser Absicht hat man sie entweder 1) auf Druckempfindungen der Haut oder 2) auf Gelenkempfindungen zurückzuführen gesucht, oder man hat in ihnen 3) specifische Muskelempfindungen gesehen, welche, von sensibeln Apparaten und Nerven im Innern der Muskeln abhängig, gewissermaßen als Empfindungen eines sechsten Sinnes, des Muskelsinnes, zu betrachten seien; endlich hat man sie 4) als Innervationsempfindungen bezeichnet, indem man annahm, dass sie lediglich von der centralen Innervation der Bewegungsorgane abhängig und daher nicht sowohl peripherischen als centralen Ursprungs seien. Keine dieser vier Hypothesen über den sogenannten Muskelsinn dürfte zureichend sein, um über die Gesammtheit der Erscheinungen Rechenschaft zu geben. Dagegen dürfte jede insofern einen Theil der Wahrheit enthalten, als die an die Bewegung und Stellung der Glieder geknüpften Empfindungen im allgemeinen complexe Verschmelzungsproducte aus verschiedenen Empfindungen und außerdem je nach den Bedingungen, unter denen die Stellungen und Lageänderungen zu Stande kommen, in ihrem Ursprung verschieden sind.

In letzterer Beziehung sind insbesondere die durch passive Lageänderung der Theile entstehenden von den durch active Muskelwirkungen erzeugten Empfindungen zu unterscheiden. Die bei passiver Bewegung vorhandene Empfindung hat vorzugsweise ihren Sitz in den Gelenken, wozu als inconstantere und schwächere Elemente, namentlich bei ausgiebigeren Bewegungen, noch Druckempfindungen der äußeren Haut, durch die Faltenbildungen derselben entstehend, und vielleicht auch Compressions- und Zugempfindungen der Muskeln und Sehnen hinzutreten können. Die vorwiegende Bedeutung der Gelenkempfindung bei der passiven Bewegung ergibt sich theils aus der Localisation der Empfindungen in den Gelenken, theils aus der feinen Auffassung sehr kleiner Drehungen, bei denen Druck- oder Compressionsempfindungen nicht merklich von Einfluss sein können. Auch wird die Auffassung kleiner Bewegungen durch Aufhebung der Haut-

empfindlichkeit mittelst elektrischer Ströme nicht merklich beeinträchtigt[1]. Aehnlich den passiven Bewegungsempfindungen verhalten sich die Lageempfindungen. Sie unterscheiden sich nur durch ihre relative Constanz, da ein gegebener Empfindungscomplex hier so lange andauert, als eine bestimmte Stellung festgehalten wird, während bei der Bewegung die Empfindung von Moment zu Moment wechselt[2]. Bei activer Bewegung finden sich zunächst die bei der passiven vorkommenden Empfindungen in genau entsprechender Weise. Es tritt dann aber, während die Gelenkempfindungen in Folge der Druckzunahme in den Gelenken verstärkt werden, außerdem eine deutlich in den Muskeln selbst und in den Sehnen derselben localisirte Empfindung hinzu. Diese bildet den oben als Kraftempfindung bezeichneten Bestandtheil des ganzen Empfindungscomplexes. Von ihr unterscheiden sich die Compressions- und die Zugempfindung, abgesehen von den meistens vorhandenen gleichzeitigen Druckempfindungen der äußeren Haut, durch eine besonders starke Betheiligung von Gelenkempfindungen, wozu bei den Zugwirkungen noch mehr oder minder intensive Sehnenempfindungen hinzutreten.

Neben allen diesen unmittelbar aus peripherischen Reizen entspringenden Empfindungen scheint aber endlich noch die Annahme von Empfindungen centralen Ursprungs unerlässlich zu sein, die unter normalen Verhältnissen hinter den mit ihnen qualitativ übereinstimmenden peripherischen Kraft- und Bewegungsempfindungen völlig zurücktreten, die aber in Fällen von Lähmungen der Bewegungsorgane zu auffallenden Bewegungstäuschungen Veranlassung geben können. Der Paralytiker, der sein vollständig gelähmtes Bein aufzuheben sucht, hat häufig eine deutliche Empfindung von Kraftanstrengung, obgleich alle jene Elemente der Empfindung fehlen, die in der Bewegung der Gelenke, in der Contraction der Muskeln, in dem Druck der Hauttheile ihre Quellen haben. Nun beobachtet man allerdings in solchen Fällen in der Regel Mitbewegungen anderer, nicht gelähmter Theile. Ist z. B. das rechte Bein gelähmt, so wird unwillkürlich das linke mitbewegt; sind beide Beine gelähmt, so treten Mitbewegungen des Rumpfes und der Arme ein. Man hat darum geglaubt, in solchen Mitbewegungen die Ursache der scheinbar in gelähmten Theilen localisirten Kraft- und Bewegungsempfindungen sehen zu können. Aber obgleich jene ohne Zweifel zur Verstärkung des ganzen Empfindungs-

---

1) Goldscheider, Arch. f. Physiol. 1889, S. 490 ff.

2) Zu den durch passive Bewegung entstehenden inneren Tastempfindungen sind höchst wahrscheinlich auch die durch das statische Organ des Ohrlabyrinths (S. 295) vermittelten Empfindungen zu rechnen. Wegen ihrer Bedeutung für die Entwicklung der Vorstellungen vom Gleichgewicht und der Bewegung des eigenen Körpers soll aber erst bei der Untersuchung der Bewegungsvorstellungen (Abschn. III, Cap. XI) auf sie näher eingegangen werden.

complexes mithelfen, so wird doch die bestimmte Localisation in den gelähmten Theilen nur dann begreiflich, wenn man die Mitwirkung einer auf sie bezogenen centralen Componente zu Hülfe nimmt. Namentlich ist die erwähnte Erklärung bei denjenigen Erscheinungen unzulänglich, die bei Lähmungen der Augenmuskeln beobachtet werden. In diesem Fall beobachtet man höchst charakteristische Störungen in der Localisation gesehener Objecte. Ist z. B. ein äußerer gerader Augenmuskel völlig gelähmt, so dass eine Auswärtsbewegung des betreffenden Auges nicht mehr möglich ist, so tritt, während vergebliche Bewegungsanstrengungen erfolgen, statt der Bewegung des Auges eine scheinbare Auswärtsbewegung der Objecte ein: da das Auge selbst stille steht, so scheinen sich demgemäß die Gegenstände zu drehen, so wie sie sich gedreht haben müssten, wenn bei bewegtem Auge der fixirte Punkt constant geblieben wäre. Entsprechende Erscheinungen werden bei unvollständiger Lähmung beobachtet. Ein Kranker mit Parese des Abducens z. B., bei welchem das Auge der betreffenden Seite nur noch eine laterale Drehung von 20° zu erreichen vermag, verlegt ein Object, das in der Wirklichkeit von der Medianebene um 20° abweicht, so weit nach außen, wie es der äußersten Abductionsstellung des normalen Auges entsprechen würde, und aufgefordert das Object mit dem Zeigefinger der Hand zu berühren, zielt er weit an demselben vorüber. Auf die Bewegungen des Auges der gesunden Seite können diese Localisationsstörungen nicht zurückgeführt werden, da sich die Doppelbilder beider Augen getrennt von einander beobachten lassen und hierbei allein das dem gelähmten Auge angehörige Bild in der angegebenen Weise falsch localisirt wird [1]). Diese Folgerungen werden durch die mehrfach beobachtete Thatsache, dass bei vollständiger Aufhebung der peripherischen Haut-, Gelenk- und Muskelsensibilität, aber erhaltener Bewegungsfähigkeit eines Gliedes nur unter Mithülfe des Gesichtssinns einigermaßen sichere Bewegungen ausgeführt werden können, nicht entkräftet [2]). Denn so augenfällig diese Thatsache die Wichtigkeit jener peripherischen Tastempfindungen für die Ausführung der willkürlichen Bewegungen beweist, und so entscheidend sie die Meinung widerlegt, dass irgend welche psychische Vorgänge, z. B. der Wille, die Vorstellung der auszuführenden Bewegung, oder an die motorische Innervation gebundene centrale Erregungen

1) A. v. Graefe, Symptomenlehre der Augenmuskellähmungen. Berlin 1867, S. 10, 950. Alfr. Graefe, in Graefe und Saemisch's Handbuch der Augenheilkunde, VI, 1. S. 18, 37. Hinsichtlich der Bedeutung dieser Erscheinungen für die Entwicklung der Gesichtsvorstellungen vgl. Cap. XIII.

2) Ziemssen, Handb. der Pathol. XIII, S. 89 ff. Ribot, Revue philos. 1879, VIII, p. 371. Gley, ebend. XX, 1885, p. 601. Charlton Bastian, The muscular sense, Brain, April 1887, p. 1 ff. Angeschlossen ist eine interessante Debatte der Londoner Neurologischen Gesellschaft über die Frage.

an und für sich ein Maß des Umfangs und der Richtung der Bewegung abgeben, ebenso wenig beweist sie, dass die peripherisch ausgelösten Empfindungen die einzigen überhaupt stattfindenden sind. Wenn die Frage schwebt, ob eine physiologische Function X ein Product zweier Factoren A und B oder nur eines einzigen derselben ist, so wird durch den Nachweis, dass die Elimination des Factors A die Function aufhebt oder stört, die Frage noch nicht beantwortet, sondern es muss der weitere Nachweis hinzukommen, dass die Beseitigung des Factors B die Function nicht stört. Dieser Nachweis ist aber im gegenwärtigen Fall nicht nur nicht erbracht, sondern zahlreiche Beobachtungen beweisen das Gegentheil. Die Annahme, dass die eine Bewegung begleitenden inneren Tastempfindungen ausschließlich peripherischen Ursprungs seien, ist daher ebenso unzulänglich wie die andere, dass sie ausschließlich centraler Natur seien. Mannigfache Erfahrungen machen es wahrscheinlich, dass die centralen Componenten der die activen Bewegungen begleitenden Empfindungen in den Erinnerungsbildern früher ausgeführter Bewegungen ihre Quelle haben, welche jede willkürliche Bewegung theils einleiten, theils begleiten. Da Erinnerungsbilder qualitativ den nämlichen Empfindungsinhalt wie die ursprünglichen Wahrnehmungen besitzen, so werden solche centrale Kraft- und Bewegungsempfindungen unter normalen Verhältnissen vollständig mit den an Intensität stärkeren peripherischen Empfindungen der gleichen Art verschmelzen; sie werden aber zu selbständiger Wirkung gelangen, wenn aus irgend welchen Ursachen die peripherischen Empfindungen ausfallen. Hiernach dürfte es zweckmäßig sein, den Ausdruck »Innervationsempfindungen« für die in Rede stehenden Empfindungen aufzugeben, weil derselbe die falsche Vorstellung erwecken kann, als handle es sich hier um Empfindungen, die an und für sich und ohne jede Beziehung zu den peripherischen Componenten der Kraft- und Bewegungsempfindung die motorische Innervation begleiteten. Diese Annahme, die früher in der Regel mit dem Begriff der »Innervationsempfindungen« verbunden wurde, ist aber sehr unwahrscheinlich. Dagegen spricht für die oben gegebene Deutung, nach welcher die centralen Componenten der Tastempfindungen bei activer Bewegung lediglich der Classe der centralen Sinnesempfindungen (S. 284) zuzurechnen sind, insbesondere auch die Beobachtung, dass Amputirte nicht selten Vorstellungen von activen Bewegungen und Stellungen der ihnen verloren gegangenen Glieder besitzen, welche von deutlichen Kraft- und Bewegungsempfindungen begleitet sind[1]). Da übrigens die Intensität dieser Empfindungen

1) Weir Mitchell, Injuries of Nerves and their Consequences, p. 348. Angeführt von Charlton Bastian, Brain X. p. 37 ff.

gemäß der abweichenden Lebhaftigkeit der Erinnerungsbilder eine sehr verschiedene sein kann, so erklären sich hieraus wohl auch die mannigfachen Unterschiede, die das Symptomenbild der Lähmung darbieten kann. Ebenso ist es selbstverständlich, dass in Fällen von Lähmung, wo die durch peripherische Empfindungen vermittelte Controle der ausgeführten Bewegung mangelt, die centrale Componente niemals ein Maß der wirklichen Kraft und des wirklichen Umfangs der Bewegungen abgeben kann.

Hiernach sind die inneren Tastempfindungen wahrscheinlich die Resultanten aus Componenten von dreierlei Art: aus Druckempfindungen der Gelenke und der Haut, aus Empfindungen der Muskeln und Sehnen, die in Folge der Muskelinnervation eintreten, und aus centralen Sinnesempfindungen, welche als Reproductionen aller zuvor genannten Empfindungen zu betrachten sind. Unter normalen Verhältnissen ist natürlich eine Trennung dieser Componenten niemals, unter abnormen ist sie immer nur in beschränktem Grade möglich. Aus den Erscheinungen bei gestörter Verbindung der Componenten und aus der Vergleichung passiver und activer Bewegungen unter normalen Verhältnissen aber scheint sich zu ergeben, dass die Empfindungen in den Muskeln und Sehnen und die ihnen entsprechenden centralen Reproductionen die Kraftempfindung constituiren, während die Bewegungsempfindung vorzugsweise von den Gelenkempfindungen und Druckempfindungen der Haut und deren centralen Wiederholungen abhängt. Alle diese Componenten der Kraft- und Bewegungsempfindungen scheinen aber qualitativ einander ähnlich zu sein, was neben ihrer fortdauernden Verbindung ihre Verschmelzung in unserm Bewusstsein begünstigt.

Zur Erklärung der die Bewegung begleitenden Tastempfindungen wurde zuerst, wie es scheint, von Ch. Bell die seither vielverbreitete Annahme eines specifischen Muskelsinns aufgestellt und dann hauptsächlich durch E. H. Weber ausgebildet, der denselben speciell als Kraftsinn bezeichnete und seine Unterscheidung von dem Tastsinn auf die feinere Empfindlichkeit für Gewichtsdifferenzen gründete[1]. Dem gegenüber hat jedoch schon J. Müller hervorgehoben, dass hierbei möglicherweise auch eine die centrale Innervation begleitende Empfindung betheiligt sein könnte[2]. Eine Stütze fand diese Vermuthung in der Beobachtung der bei paralytischen und paretischen Zuständen eintretenden Täuschungen[3]. Sie schienen ebenso sehr gegen die ausschließlich peripherische

1) Ch. Bell, Physiologische und pathologische Untersuchungen des Nervensystems. Uebers. von Romberg. Berlin 1836, S. 185 ff. E. H. Weber, Art. Tastsinn und Gemeingefühl, S. 582.

2) J. Müller, Handbuch der Physiologie des Menschen, II, S. 500.

3) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung. Leipzig 1861, S. 400 ff. Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, I, S. 222. A. Bain, The senses and the intellect. 2. edit. London 1864, p. 92.

Quelle der Muskelempfindungen Zeugniss abzulegen, wie gegen die manchmal ausgesprochene Annahme, dass wir an und für sich und durch die bloße Existenz unseres Willens ohne jede begleitende Empfindung ein Bewusstsein unserer Bewegungen besäßen[1]. Weitere Anhaltspunkte boten dann die Bewegungsstörungen dar, die bei totaler oder partieller Anästhesie sich einstellen. So wird durch Störungen der Hautempfindlichkeit bei erhaltener Bewegungsfähigkeit das Symptomenbild der sogenannten Ataxie hervorgerufen: man beobachtet es also bei Thieren, denen die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven durchschnitten wurden[2], bei Fröschen mit enthäuteten Beinen[3] und bei Menschen mit pathologischen Sensibilitätsstörungen[4]. Diese Ataxie in Folge von Hautanästhesie besteht in der Unsicherheit in der Ausführung der Bewegungen, ohne dass die zweckmäßige Coordination der letzteren oder auch nur die richtige Anpassung an die erstrebten Zwecke ganz aufgehoben wäre. Darum lässt sich aber auch aus diesen Erscheinungen nur folgern, dass der Hautsensibilität ein gewisser Antheil an den Bewegungsempfindungen zukommt; ob und in welchem Umfange aber noch andere Elemente bei den letzteren betheiligt sind, bleibt unsicher. In der That sind daher die betreffenden Beobachtungen in entgegengesetztem Sinne verwerthet worden. Während Schiff sie benutzte, um alle Bewegungsvorstellungen aus Druckempfindungen abzuleiten, schlossen W. Arnold[5], Cl. Bernard u. A. aus den verhältnissmäßig gut geordneten Bewegungen enthäuteter Frösche auf die Existenz eines besonderen Muskelsinns. Gegen die Annahme Schiff's spricht jedoch schon der Umstand, dass wir, wie E. H. Weber feststellte, durch die bloße Druckempfindung zwei Gewichte weniger fein zu unterscheiden vermögen als mittelst der hebenden Bewegung[6]. Außerdem fanden Leyden und Bernhardt, dass bei Sensibilitätsstörungen der Haut die Empfindlichkeit für das Heben von Gewichten in normaler Größe fortbestehen kann[7]. Beide Beobachter sahen in dieser Thatsache einen Beweis für die Existenz centraler Innervationsempfindungen, um so mehr, da auch in solchen Fällen, wo die Muskeln atrophisch geworden waren und ihre elektrische Reizbarkeit verloren hatten, noch die Wahrnehmung der Stellung und Bewegung der Glieder in einem gewissen Grade erhalten geblieben war[8]. Zum selben Ergebniss kamen Bernhardt[9] und Waller[10] in Versuchen an Gesunden, in denen sie die Unterschiedsempfindlichkeit für gehobene Gewichte bei willkürlicher und bei elektrischer Erregung der Muskeln verglichen. Im ersteren Fall fand sich die Unterscheidung erheblich feiner als im zweiten, doch übertraf sie auch hier

---

1) Trendelenburg, Logische Untersuchungen, 2. Aufl., I., S. 242. George, Lehrbuch der Psychologie. Berlin 1854, S. 231. Auf Grund physiologischer Versuche, auf die wir unten zurückkommen werden, vertheidigt die nämliche Ansicht J. Loeb, Pflüger's Archiv XLVI, S. 2.

2) Schiff, Physiologie S. 113.

3) Cl. Bernard, Leçons sur la physiol. du syst. nerv. Paris 1858, p. 254.

4) Leyden, Virchow's Archiv, LXVII, S. 336 ff.

5) Ueber die Verrichtungen der Wurzeln der Rückenmarksnerven. Heidelberg 1844, S. 107 ff.

6) Vgl. Cap. VIII, S. 381.

7) Leyden, a. a. O. Bernhardt, Archiv f. Psychiatrie, III, S. 618.

8) Leyden a. a. O. S. 330. Bernhardt a. a. O. S. 632.

9) Bernhardt a. a. O. S. 629 ff.

10) A. Waller, Brain, XIV, 1891, p. 229 ff. Ueber die Unterschiedsempfindlichkeit für Gelenkbewegungen siehe oben S. 383.

noch in BERNHARDT's Versuchen die Druckempfindlichkeit der Haut, während sie WALLER ungefähr dieser gleich fand. Immerhin sind in diesen Thatsachen entscheidende Beweisgründe für eine außerhalb der Bewegungsorgane gelegene Quelle der Bewegungsempfindungen nicht enthalten, da bei der elektrischen Reizung möglicher Weise die nebenhergehenden unangenehmen Wirkungen des elektrischen Stromes auf die Hautnerven die Unterscheidung erschweren können. In der That ergibt sich aus den Beobachtungen GOLDSCHEIDER's, dass vor allem den Gelenkempfindungen sowohl bei der Auffassung der passiven wie der activen Bewegungen eine hervorragende Bedeutung zukommt, die bisher fast ganz übersehen worden ist, obgleich A. RAUBER schon darauf hinwies, dass wahrscheinlich die in großer Zahl in der Nähe der Gelenke sich findenden VATER'schen Körperchen als die wahren Substrate des so genannten Muskelsinns anzusehen seien [1]). Theils diese Nachweise über die Bedeutung der Gelenkempfindungen, theils die Beobachtungen jener pathologischen Fälle, in denen bei vollkommener Anästhesie der peripherischen Organe die willkürlichen Bewegungen nur noch durch den Gesichtssinn einigermaßen sicher regiert werden konnten, haben nun viele Beobachter veranlasst, nicht nur die Existenz der sogenannten Innervationsempfindungen, sondern zuweilen auch die der Muskelempfindungen ganz zu bestreiten. Dabei wurden dann freilich nicht selten psychologische Factoren von sehr zweifelhaftem Charakter zur Erklärung der Erscheinungen herbeigezogen. So glaubte J. LOEB [2]) aus Versuchen über die Unterschiede gewollter und wirklich ausgeführter Bewegungen der Arme bei verbundenem Auge schließen zu dürfen, dass »die Empfindung der Größe und der Richtung unserer willkürlichen Bewegungen« nur vom Willensimpuls zur Bewegung, nicht von den bei der Bewegung im thätigen Organ ausgelösten Empfindungen abhänge. Seine Versuche bestanden darin, dass er die Versuchsperson eine Bewegung, deren Anfangs- und Endpunkt markirt war, längs eines auf einer Tafel gespannten Fadens mit der einen Hand ausführen und mit der andern Hand dieselbe Bewegung frei nachmachen ließ. Hierbei fand sich, dass in verticaler Richtung die nachgeahmte Bewegung nach aufwärts an Länge zu-, nach abwärts abnahm, während auf horizontale Bewegungen nicht die Höhenlage, wohl aber die seitliche Ablenkung des Armes einen ähnlichen Einfluss besaß. Da die Ergebnisse bei belastetem und unbelastetem Arm übereinstimmend ausfielen, so schloss LOEB, dass bei denselben die Anstrengung der Muskeln gar keine, ihre Verkürzung oder Verlängerung aber die entscheidende Wirkung ausübe, indem ihre Reizbarkeit mit der Verkürzung ab- und mit der Verlängerung zunehme. Nun ist aus der oben mitgetheilten Angabe ersichtlich, dass bei diesen Versuchen die Winkeldrehung des Armes jedesmal in eine geradlinige Bewegung umgewandelt wurde, sei es, dass man jene auf eine ebene Tafel projicirte, sei es, dass eine mit ihrem Umfang wachsende Streckung hinzukam [3]). Jedenfalls wird aber unter beiden Bedingungen nicht eine einfache Drehbewegung des Armes gemessen, sondern im ersten Fall eine geometrische Projection derselben, im zweiten eine Resultante aus ihr und einer anderen hinzukommenden

1) A. RAUBER, VATER'sche Körper der Bänder- und Periostnerven und ihre Beziehung zum sogen. Muskelsinn. München 1865.

2) J. LOEB, PFLÜGER's Archiv XLI, S. 107 ff. und XLVI, S. 1 ff.

3) Letzteres Verfahren scheint nach seiner Beschreibung der Verf. bei der Herstellung der Vergleichsstrecken in den früheren Versuchen (PFLÜGER's Archiv XLI, S. 109), ersteres bei den späteren (ebend. XLVI, S. 6 f.) eingeschlagen zu haben.

Bewegung. Letzteres ist auch bei den Versuchen von MAX FALK[1]) und von DELABARRE[2]) der Fall, bei denen Normal- wie Vergleichsstrecke durch die Fortschiebung eines auf Schienen laufenden Wagens hergestellt wurden[3]). Beide fanden hierbei übereinstimmend, dass durchgängig die Neigung bestehe, kleine Bewegungen bei ihrer Wiederholung zu überschätzen und große zu unterschätzen. Resultate, die von den diesen Verfahrungsweisen anhaftenden Fehlern frei sind, lassen sich nur gewinnen, wenn erstens die Bewegungen möglichst auf ein Gelenk, also z. B. bei der Armdrehung auf das Oberarmgelenk, beschränkt bleiben, und wenn zweitens die so erzielten Winkelbewegungen direct registrirt werden. Nach diesem Plane hat Herr A. SEGSWORTH in meinem Laboratorium nach verschiedenen Methoden Beobachtungen angestellt, von denen vorläufig die nach der Methode der Minimaländerungen von ihm gemeinsam mit Herrn Dr. KÜLPE nach einem von dem letzteren ausgearbeiteten Versuchsplane ausgeführten zu einem gewissen Abschlusse gelangt sind. Die Versuchsperson saß, mit dem Rücken fest angelehnt, neben einem verticalen Brett, mit der Frontalebene senkrecht zu diesem. In demselben waren in einem der Winkeldrehung im Oberarmgelenk entsprechenden Bogen in Abständen von je $\frac{1}{4}^0$ Löcher angebracht, in welche hervorstehende Zapfen gesteckt werden konnten, durch die der Zeigefinger nach Vollendung einer bestimmten Armdrehung festgehalten wurde. In jeder Versuchsreihe wurde nun eine Drehung, die Normaldrehung, constant gelassen und dagegen die zweite, und zwar bald die vorangehende, bald die nachfolgende, von $\frac{1}{4}$ zu $\frac{1}{4}^0$ in solchem Umfange variirt, dass die Unterschiedsschwelle nach den früher (S. 341 f.) erörterten Regeln vermittelst der Feststellung des Gleichheits- und des Ebenmerklichkeitspunktes bestimmt werden konnte. In verschiedenen Versuchsreihen wurde sowohl die Größe der Normalstrecke wie die Dauer der Bewegung variirt. Das Ergebniss war, dass bis zu einem Bewegungsumfang von 60^0 die absolute Unterschiedsschwelle $\varDelta r$ bei gleich bleibender Geschwindigkeit der Bewegung annähernd constant blieb, und dass ebenso die Schätzungsdifferenz $\varDelta$, die überhaupt innerhalb der angegebenen Grenzen sehr klein ist, zwar hin- und herschwankte, aber sich keineswegs in einer bestimmten Richtung veränderte, was der Annahme von LOEB direct widerstreitet. Die für die Auffassung der Amplituden günstigste Geschwindigkeit der Bewegung war 1,5 s. Bei ihr schwankte bei einem der Beobachter bei Bewegungen von 10—60^0 die Unterschiedsschwelle nur zwischen 0,5 und 0,8, bei einer Geschwindigkeit von 0,5 s. dagegen zwischen 0,8 und 1,5. Der constante Fehler $\varDelta$ bewegte sich dort zwischen + 0,5 und — 0,05, hier zwischen + 0,25 und — 0,6. Bei langsameren Bewegungen überwog also, wie leicht begreiflich ist, die Neigung zur Ueberschätzung, bei schnelleren die zur Unterschätzung.

Neben dem Willensimpuls hat man zuweilen auch die Dauer der Bewegung als den für die Auffassung derselben maßgebenden psychologischen Factor betrachtet. Hiernach sollen wir den Umfang einer Bewegung nach der

---

1) M. FALK, Versuche über die Raumschätzung mit Hülfe von Armbewegungen. Diss. Dorpat 1890.

2) DELABARRE, Ueber Bewegungsempfindungen. Freiburg i. Br. 1891, S. 101.

3) Bei diesen Versuchen musste, abgesehen von der Complication der Streckung mit der Winkeldrehung des Armes, auch noch das Trägheitsmoment des geschobenen Wagens einen mit der Zunahme der Geschwindigkeit und des Umfangs der Bewegung wachsenden Fehler herbeiführen, durch den die vorangegangene Normalbewegung überschätzt werden konnte.

Größe der dazu gebrauchten Zeit abschätzen. FERRIER[1]) erblickte eine Bestätigung dieser Ansicht darin, dass die langsameren Bewegungen Paretischer meist von ihnen zugleich in Bezug auf ihren Umfang überschätzt werden. Zu einer ähnlichen Auffassung gelangten G. E. MÜLLER und SCHUMANN[2]) durch Versuche über die Vergleichung gehobener Gewichte. Da man, wie sie nachwiesen, ein Gewicht unterschätzt, wenn ein größeres, überschätzt, wenn ein kleineres erwartet wurde, und da man zugleich im ersteren Fall das Gewicht höher, im zweiten weniger hoch zu heben pflegt als bei richtiger Einstellung der Aufmerksamkeit, so schlossen sie, dass die Kraft der Bewegung hauptsächlich nach der zur Förderung der Last erforderlichen Zeit geschätzt werde. Auch die Gültigkeit des WEBER'schen Gesetzes für Gewichtsvergleichungen führten sie auf diese Ursache zurück, indem einerseits dem ebenmerklichen Gewichtsunterschied eine ebenmerkliche Differenz der Hubhöhe entspreche, anderseits aber der Massenzuwachs, der eine ebenmerkliche Geschwindigkeitsänderung bewirke, der Größe der bewegten Masse proportional sein müsse. Aber dieser Folgerung widerspricht schon die Thatsache, dass Gewichtsgrößen mit gleicher Genauigkeit unterschieden werden können, wenn, wie dies in FECHNER's Versuchen geschehen war, überall der Umfang und die Geschwindigkeit der Bewegung constant bleiben. Auch fanden CATTELL und FULLERTON[3]) in Versuchen, in denen sie die Schätzung der Unterschiede gehobener Gewichte und der Zeiten der Erhebung unmittelbar verglichen, dass beide Schätzungen einen ganz verschiedenen Verlauf darbieten, und dass die Zeitunterschiede der Erhebung viel genauer aufgefasst werden als die Gewichtsunterschiede. Nicht minder wird jene Annahme durch die Ergebnisse der eben erwähnten Versuche von KÜLPE und SEGSWORTH widerlegt, in denen sich zwar eine bestimmte mittlere Geschwindigkeit als die für die Vergleichungen günstigste herausstellte und Abweichungen von derselben die Entstehung constanter Fehler begünstigten, wobei aber immerhin die Größe dieser Fehler sehr viel kleiner blieb als die entsprechende Variation der Geschwindigkeit. Dem entsprach es, dass sich in der subjectiven Beobachtung deutlich die in der Anfangs- und Endlage vorhandenen Gelenkempfindungen als hauptsächlich maßgebend für die Schätzung ergaben. Uebrigens schließt diese Selbständigkeit der genannten Factoren der Bewegungsvorstellung natürlich einen gelegentlichen Einfluss des einen auf den andern in Folge der sich bildenden Associationen zwischen denselben nicht aus. So sind wir z. B. geneigt den Umfang einer langsamen Bewegung und die Größe eines langsam gehobenen Gewichtes relativ zu überschätzen, den Umfang einer schnellen Bewegung und die Größe eines rasch gehobenen Gewichtes dagegen zu unterschätzen. Da wir in der Regel kleine Gewichte schneller als große heben, und da wir zu größeren Bewegungen längere Zeit als zu kleineren nöthig haben, so werden die so entstandenen Associationswirkungen für die Auffassung jeder einzelnen Bewegung in gewissem Grade maßgebend sein; aber es bleibt dabei die Zeit immer nur ein Factor neben andern, die mit ihr, sich wechselseitig beeinflussend, die Vorstellung der Bewegung bestimmen. Der in den Versuchen von MÜLLER und SCHUMANN beobachtete Einfluss der Einstellung endlich ist ein specieller Fall

---

1) FERRIER, Functionen des Gehirns, S. 246.
2) PFLÜGER's Archiv XLV, S. 37 ff.
3) FULLERTON and CATTELL, On the Perception of small differences. Philadelphia 1892, p. 103 ff.

der überall sich bestätigenden Wirkung der Adaptation der Aufmerksamkeit: wir unterschätzen unerwartet kleine, und wir überschätzen unerwartet große Reize[1]; dazu kommt dann im vorliegenden Fall noch die Wirkung der von der Adaptation abhängigen motorischen Innervation, die eine relative Beschleunigung bei der Hebung unterschätzter, eine ebensolche Verlangsamung bei der Hebung überschätzter Gewichte herbeiführt. Hierdurch wird nun allerdings, wie MÜLLER und SCHUMANN mit Recht bemerken, die Ansicht widerlegt, dass die Vorstellung der aufgewandten Kraft lediglich von der Größe der motorischen Innervation oder von einer sie begleitenden und ihr proportionalen Empfindung abhänge. Doch ist diese Ansicht auch aus andern Gründen, namentlich mit Rücksicht auf den nachweisbaren Einfluss der Gelenk- und Hautanästhesie auf die Bewegungsvorstellungen, unhaltbar, und es ist darum wohl von den meisten Physiologen, die an der Annahme der sogenannten Innervationsempfindungen festhielten, denselben nur eine mitwirkende, keineswegs aber eine ausschließlich maßgebende Bedeutung zugeschrieben worden, oder es werden sogar diese Empfindungen als bloße central ausgelöste Reproductionen von Kraft- und Bewegungsempfindungen betrachtet, wie solches bereits in der dritten Auflage dieses Werkes geschehen ist[2]. Um jedes an den Namen sich anlehnende Missverständniss zu beseitigen, habe ich es jedoch vorgezogen, den Ausdruck »Innervationsempfindungen« nunmehr ganz zu vermeiden und die mit diesem Ausdruck gemeinten centralen Componenten der Bewegungsempfindungen einfach dem für alle Empfindungsgebiete gültigen Begriff der »centralen Sinnesempfindungen« (S. 284) unterzuordnen. Dass aber bei den eigenen Körperbewegungen diese centralen Componenten eine wichtige Rolle spielen, scheint mir angesichts zahlreicher Fälle pathologischer Bewegungsstörungen, die auf andere Weise nicht oder nur unter Zuhülfenahme völlig aus der Luft gegriffener psychologischer Hülfskräfte erklärt werden können, unabweislich. Namentlich sind in dieser Beziehung die am genauesten untersuchten Localisationsstörungen bei Paralyse oder Parese einzelner Augenmuskeln von entscheidender Bedeutung. Wenn daher z. B. FERRIER, dem darin manche Andere gefolgt sind, die Empfindungen, welche die Willensanstrengungen paralytischer Kranker begleiten, aus den unwillkürlichen Mitbewegungen ungelähmter Theile ableitet, die besonders stark bei fruchtlosen Willensanstrengungen einzutreten pflegen[3], so ist zuzugeben, dass in solchen Mitbewegungen ein Theil des Complexes von Empfindungen seine Quelle haben wird; aber zur Erklärung der Täuschungen bei der Parese reichen sie nicht aus. Denn es ist nicht einzusehen, wie die von anderen Theilen herrührenden Bewegungsempfindungen trotzdem in den gelähmten Theilen, die manchmal weit von jenen abliegen, localisirt werden sollen: dies aber leisten, wie ich glaube, die überdies durch die Beobachtungen von WEIR MITCHELL u. A. direct nachgewiesenen Erinnerungsbilder wirklicher Bewegungen, die nun immerhin durch jene unterstützenden Mitbewegungen an Intensität gewinnen werden. Ebenso wenig lässt sich z. B. bei einer Paralyse des Abducens die fehlerhafte Localisation aus einer Mitbewegung des normalen

1) Die Erklärung dieser Erscheinung wird uns in der Lehre von der Aufmerksamkeit (Cap. XV, 2) zu beschäftigen haben.

2) Bd. I (1887) S. 404. Aehnlich MÜNSTERBERG (Die Willenshandlung. Freiburg i. B. 1888, S. 145), dessen Schrift, wie er mir brieflich mittheilt, bei dem Erscheinen meines Werkes im Manuskript vollendet war.

3) FERRIER a. a. O. S. 247.

Auges erklären. Hier liegt der entscheidende Gegenbeweis darin, dass die Täuschung, sobald sie bei geöffnetem normalem Auge eintritt, auf dasjenige der beiden Doppelbilder beschränkt ist, das dem paralytischen Auge angehört[1].

Alle diese Dinge pflegen mit merkwürdiger Beharrlichkeit übersehen zu werden, falls man es nicht vorzieht, gewissen psychischen Functionen, wie dem Willen oder der Aufmerksamkeit, Leistungen aufzubürden, von denen absolut nicht zu begreifen ist, wie sie ohne irgend eine Empfindungsgrundlage zu stande kommen. So sollen nach HERING[2], dem auch G. E. MÜLLER und SCHUMANN[3] zuzustimmen scheinen, »die Sehdinge, wenn z. B. bei Lähmung des rechten Auges die Netzhautbilder ihre Lage nicht ändern, trotzdem in demselben Maße weiter nach rechts localisirt werden, als der Aufmerksamkeitsort weiter nach rechts gewendet ist«, — eine Ansicht, die mit der Meinung jener Philosophen, nach der unser Wille zur Bewegung ohne weiteres die Vorstellung der Bewegung selber hervorbringt, nahezu übereinstimmt[4].

Augenscheinlich hat das Streben, für alle hier besprochenen inneren Tastempfindungen eine möglichst einfache Grundlage anzunehmen, vieles zur Aufstellung solcher unhaltbaren Hülfshypothesen beigetragen. Auch macht es gerade die verwickelte Natur der hier vorliegenden Empfindungscomplexe begreiflich, dass die Störungen, die in Folge centraler Functionslähmungen auftreten, ein außerordentlich mannigfaltiges Bild darbieten. Dazu kommt noch der Umstand, dass namentlich die reproductiven centralen Bestandtheile jener Complexe je nach individuellen Bedingungen einen verschiedengradigen Einfluss ausüben können, wie dies die verschiedene Deutlichkeit, mit der Amputirte ihre Empfindungen in die verlorenen Glieder verlegen, wahrscheinlich macht. Legt man es darauf an, zu beweisen, dass irgend einer der muthmaßlich betheiligten Factoren der allein wirksame sei, so ist es daher nicht allzu schwer, durch passende Auswahl aus den vorliegenden klinischen Berichten ein Beweismaterial zu Stande zu bringen. Aber richtiger wird die Aufgabe doch dann gestellt sein, wenn man sie so zu lösen sucht, dass sich aus ihr die sämmtlichen Thatsachen der normalen und der pathologischen Erfahrung widerspruchslos ableiten lassen. Wenn nun in Wirklichkeit unsere Bewegungsvorstellungen stets durch Association vieler Empfindungen bestimmt werden, so ist es im allgemeinen begreiflich, dass unter gewissen Bedingungen die Ausschaltung einer der Componenten die nämlichen Störungen herbeiführen kann, wie die Beseitigung des ganzen

---

1) A. GRAEFE (GRAEFE und SAEMISCH, Handbuch der Augenheilk., VI, 1, S. 22) fasst die hierher gehörigen Erfahrungen in den Satz zusammen: »die Richtung, in welcher sich das (dem paralytischen Auge angehörende) Scheinbild von dem (vom normalen Auge herrührenden) wahren Bilde entfernt, liegt stets in der nach außen projicirten Wirkungsbahn des gelähmten Muskels, d. h. in der Ebene, welche die Sehlinie um die Drehungsaxe desselben beschreibt«. Wenn darum W. JAMES (Psychology II, p. 506) u. A. behaupten, dass die Ablenkung des Scheinbildes von der Bewegung des normalen Auges herrühre, so müssten sie diesem die wunderbare Eigenschaft einer gleichzeitigen zweifachen Richtunglocalisation zuschreiben: einer normalen, die von der wirklichen Stellung dieses Auges herrührt, und einer abnormen, die der intendirten Stellung des paralytischen Auges entspricht.

2) HERING, HERMANN's Handb. der Physiologie III, 1, S. 535.

3) A. a. O. S. 84.

4) Vgl. oben S. 427 Anm. 1. Verwandt sind die Ansichten von W. JAMES (The Faling of Effort, Mem. of the Boston Society, 1880.) Vgl. über dieselben die 3. Aufl. dieses Werkes I, S. 405 ff.

Complexes. Gerade darum ist es aber falsch, wenn man bei der Beurtheilung pathologischer Erfahrungen bloß das methodologische Princip der Ausschaltung befolgt und dagegen das Princip des directen Einflusses vernachlässigt. Wird durch die Herausnahme eines einzigen Gliedes aus einer Kette physiologischer Ursachen eine Function aufgehoben, so beweist dies freilich, dass das herausgenommene Glied unerlässlich, aber es beweist nicht, dass dieses Glied das einzige sei, das überhaupt existirt. Berücksichtigt man aber alle maßgebenden Momente, so wird von vornherein schon durch die physiologische Beschaffenheit der Bewegungsorgane die Annahme einer complexen Beschaffenheit der an die Bewegung gebundenen Empfindungen in hohem Grade wahrscheinlich. Die Haut, die Gelenke, die Muskeln sind sämmtlich empfindungsfähig, und ihre Empfindungen können sämmtlich reproducirt werden und werden dies thatsächlich, sobald wir beabsichtigen, eine Bewegung auszuführen. Es wäre nun geradezu wunderbar zu nennen, wenn von diesen bei der Bewegung erregten Empfindungen nur eine auf die Bewegungsvorstellung einen Einfluss besäße, oder wenn gar statt ihrer irgend eine aus ihrem Verlauf resultirende Vorstellung, wie die der Zeitdauer der Bewegung, oder wenn endlich ein abstractes »Seelenvermögen«, wie der Wille oder die Aufmerksamkeit, diesen Effect hervorbrächte. Gegen den Versuch, alle Bewegungsempfindungen auf Gelenkempfindungen zu reduciren, ist speciell noch zu bemerken, dass die zweifellos vorhandenen subjectiven Unterschiede der Empfindung bei activer und bei passiver Bewegung für eine Betheiligung der Muskelempfindungen bei der ersteren in die Schranken treten. Die Thatsache, dass, wie GOLDSCHEIDER fand, active und passive Bewegung die gleiche Unterschiedsempfindlichkeit zeigen, bildet hier keinen Gegenbeweis: es folgt aus ihr nur, dass der Umfang der Bewegung jedesmal nach den Gelenkempfindungen geschätzt wird. Davon bleibt aber der subjective Unterschied beider Bewegungsempfindungen unberührt. Dass übrigens die Muskeln gegen mechanische Reize empfindlich sind, zeigte C. SACHS [1]), indem er bei Fröschen nach Strychninvergiftung durch directe Reizung der Muskeln Reflexkrämpfe auslöste. Auch fanden sich nach der Durchschneidung der hinteren Nervenwurzeln des Rückenmarks degenerirte Fasern in ihnen, während umgekehrt nach der Durchschneidung der motorischen Wurzel nicht alle im Muskel enthaltenen Nervenfasern degenerirten. Wahrscheinlich gehören diese sensibeln Fasern nicht der Muskelsubstanz selbst, sondern den bindegewebigen Theilen des Muskels an. Endlich fand GOLDSCHEIDER [2]) selbst, dass, wenn beim Menschen die einen Muskel bedeckende Haut durch Cocaininjection anästhetisch gemacht ist, stärkere Contractionen durch den elektrischen Strom noch empfunden und in der Tiefe localisirt werden [3]).

1) C. SACHS, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1874, S. 175, 491, 645.

2) GOLDSCHEIDER, Zeitschr. f. klin. Med. XV, S. 109.

3) Auf eine Betheiligung mehrerer Factoren an dem Zustandekommen der Bewegungsempfindungen schließt auch A. WALLER (Brain, XIV, p. 179, XV, p. 380 ff.), indem er sich dabei, abgesehen von den oben (S. 427) erwähnten Versuchen über die Unterschiedsempfindlichkeit der Muskeln bei willkürlicher und bei elektrischer Contraction, hauptsächlich auf die physiologische Analyse der Ermüdungserscheinungen stützt. Lässt man eine Muskelgruppe so lange eine bestimmte Bewegung willkürlich ausführen, bis starke Ermüdung eingetreten ist, und erregt man dann die nämliche Muskelgruppe während einiger Zeit durch maximale elektrische Reize, so fallen gleichwohl die nach dieser elektrischen Reizungsperiode wieder einsetzenden willkürlichen Zusammenziehungen stärker aus als die vorangegangenen letzten Willenserregungen gewesen waren:

Zu den Tastempfindungen der Haut sowohl wie zu den Bewegungsempfindungen der Muskeln stehen die Gemeinempfindungen in der nächsten Beziehung. Wie diese Empfindungen von ihrer allgemeinen Verbreitung ihren Namen tragen, so können sie sich in allen einzelnen Sinnesorganen mit den speciellen Sinnesempfindungen verbinden und überdies in allen innern von sensibeln Nerven versorgten Organen entstehen.

Rechnen wir, der oben (S. 411) aufgestellten Begriffsbestimmung gemäß, zur Classe der Gemeinempfindungen alle Empfindungen, die einen ausschließlich subjectiven Charakter bewahren und dadurch wesentliche Bestandtheile des Gemeingefühls bilden, so gehören hierher zunächst gewisse Tast- und Muskelempfindungen, welche zugleich den Vortheil gewähren, schon bei mäßiger Stärke deutlich wahrnehmbar zu sein und dadurch eine etwas genauere Untersuchung zu gestatten. Von Seiten des Tastorgans sind dahin zu rechnen das Kitzeln, Schaudern, Jucken, Kriebeln u. s. w. Jede dieser Empfindungen hat ihre eigenthümliche qualitative Beschaffenheit, wenn sich auch eine Verwandtschaft mit bestimmten Druck- oder Temperaturempfindungen nicht verkennen lässt. Immerhin dürfte diese hauptsächlich darauf beruhen, dass bestimmte Tastreize mit den Druck- und Temperaturempfindungen zugleich Gemeinempfindungen

während der elektrischen Reizung ist also in einem gewissen Grade Erholung für den Willenseinfluss eingetreten. Ja es scheint sogar, wie die Umkehrung dieser Versuchsanordnung zeigt, während einer Reihe willkürlicher Contractionen eine Erholung für die directe elektrische Reizung der Muskeln eintreten zu können. Zweifellos ist hiernach anzunehmen, dass die Ermüdung nicht bloß ein peripherischer Process ist, sondern dass sie zugleich auf Veränderungen in den Innervationscentren der Muskeln beruht. Indem nun Waller von der Voraussetzung ausgeht, dass die Functionsweise der Nervensubstanz überall eine gleichartige sei, und dass es demnach eine specifisch motorische und eine specifisch sensorische Substanz nicht gebe, schließt er aus dem obigen Ergebnisse, dass auch die Empfindungen der Ermüdung und der Anstrengung gleichzeitig einen peripherischen und einen centralen Ursprung haben, und dass der letztere mit dem der Bewegungsinnervation zusammenfalle. Aber so sehr ich geneigt bin dem Grundgedanken dieser Beweisführung, dass es nirgends eine specifische Functionsweise der nervösen Elementartheile gebe, beizupflichten, so scheint es mir doch, dass in derselben das nicht minder bedeutsame Princip der »Verbindung der Elementartheile« (S. 235) nicht zureichend beachtet ist. Insbesondere machen es die in neuerer Zeit gewonnenen Aufschlüsse über die morphologischen Substrate der Leitungsrichtungen und über die Existenz centrifugal-sensorischer Leitungsbahnen (S. 130 u. a.) wenig wahrscheinlich, dass die nämlichen Elemente der Großhirnrinde, von denen die centrifugale motorische Innervation ausgeht, auch die Träger von Bewegungsempfindungen seien. Wohl aber wird man es als wahrscheinlich annehmen dürfen, dass jene centromotorischen Elemente mit centrosensorischen in Verbindung stehen, welche letztere daher ebensowohl durch die peripherischen Reize der die Bewegung begleitenden Vorgänge wie durch den centralen Reiz der motorischen Innervation erregt werden können. Auf diese Weise würde es sich zugleich erklären, dass die sogenannte »Innervationsempfindung« psychologisch das Erinnerungsbild einer wirklichen Bewegungsempfindung ist. Dass aber jene centromotorischen und centrosensorischen Elemente, zwischen denen eine derartige Wechselwirkung vorauszusetzen ist, einander auch räumlich naheliegen, ergibt sich allerdings aus den Ermittelungen über die Localisation der Haut- und Bewegungsempfindungen in der Großhirnrinde. (Vgl. Cap. IV, S. 157).

auslösen, der schwache Druck eines weichen Körpers z. B. die Kitzelempfindung, der Kältereiz die Schauderempfindung u. dergl. Dies weist schon darauf hin, dass die Gemeinempfindungen auch in solchen Fällen, wo sie in einem bestimmten Sinnesorgan zu entstehen scheinen, dennoch eine von den gewöhnlichen Sinnesempfindungen verschiedene Quelle haben. In der That bemerken wir, dass eine Empfindung immer dann zu dem Gemeingefühl in nähere Beziehung tritt, wenn sie von mehr oder weniger ausgebreiteten Mitempfindungen begleitet ist. So scheinen die Empfindungen des Kitzelns, Juckens, Ameisenlaufens u. s. w. wesentlich darauf zu beruhen, dass eine beschränkte, meistens sehr schwache Tastempfindung bald sich über eine größere Hautfläche ausbreitet, bald an ganz entlegenen Stellen ähnliche schwache Tastempfindungen hervorruft. Jede einzelne dieser Empfindungen würde als eine bloße Tastempfindung anzusprechen sein, sie alle zusammen constituiren aber eine Gemeinempfindung. Auch von andern Sinnen, namentlich von dem Gehörssinne aus, können derartige Gemeinempfindungen des Tastorgans angeregt werden. So bewirken sägende und klirrende Geräusche oder der Anblick gewisser Hautverletzungen bei den meisten Menschen in geringem und bei manchen in heftigem Grade eine kriebelnde Hautempfindung, an der man deutlich eine successive Ausbreitung bemerken kann. In allen diesen Fällen sind zugleich Muskelempfindungen betheiligt; namentlich aber bilden diese einen wesentlichen Bestandtheil bei jener Empfindung des Schauderns, welche plötzlichen Kälteeinwirkungen und nicht selten auch andern Sinneseinwirkungen zu folgen pflegt. Die Ausbreitung der Erregungen geschieht offenbar in allen diesen Fällen auf dem Weg des Reflexes, so dass die Gemeinempfindungen zu einem großen Theil aus Reflexempfindungen bestehen, welche theils direct durch Uebertragung von sensibeln auf sensible Fasern, theils indirect durch das Mittelglied von Reflexbewegungen, an welche dann Muskelempfindungen gebunden sind, zu Stande kommen[1]. Hieraus geht hervor, dass in den peripherischen Nervenausbreitungen nur die nächste Gelegenheitsursache, die eigentliche Quelle der Gemeinempfindungen aber in den Nervencentren gelegen ist, nach deren Zuständen daher auch erfahrungsgemäß das Verhalten dieser Empfindungen vorzugsweise sich richtet. Selbst die Ermüdungsempfindung der Muskeln zeigt diese Eigenschaft der Ausbreitung und charakterisirt sich dadurch als eine Gemeinempfindung: an der starken Ermüdung eines einzelnen Gliedes betheiligen sich die übrigen Muskeln des Körpers durch eine schwächere Empfindung von gleicher Beschaffenheit. Es ist wahrscheinlich, dass es sich hier sogar nur um eine peripherische Projection von Empfindungen handelt, deren

1) Vgl. hierzu S. 179 Anm.

eigentlicher Sitz ein centraler ist. Denn jene sympathische Ermüdung anderer Bewegungsorgane ist aus den Zuständen der Muskeln selbst in keiner Weise zu erklären, sie erklärt sich aber leicht, wenn man erwägt, dass an dem durch eine einzelne Muskelgruppe geleisteten Kraftverbrauch das Centralorgan mit seinem gesammten Energievorrath betheiligt ist. In dieser Beziehung reihen sich hier alle jene Gemeinempfindungen an, welche für die Regulation gewisser Lebensvorgänge von unerlässlicher Bedeutung sind: so die Hunger- und Durstempfindung, die Empfindung des Luftmangels von den mäßigen Graden normalen Athembedürfnisses an bis zur intensivsten Athemnoth. Alle diese Empfindungen sind nachweislich nur zum geringsten Theil von den peripherischen Organen abhängig, in denen sie localisirt werden; sie sind aber gebunden an bestimmte Zustände der Blutmischung, von denen wir annehmen müssen, dass sie in den zugehörigen Nervencentren Erregungen auslösen, welche theils unwillkürliche Bewegungen, theils Empfindungen und durch diese willkürliche Bewegungen hervorrufen, die zur Unterhaltung der betreffenden Functionen geeignet sind.

Eine hervorragende Classe der Gemeinempfindungen sind die Schmerzempfindungen. Jede Gemeinempfindung und jede gewöhnliche Sinnesempfindung wird, wenn sie eine bestimmte Stärke erreicht, zum Schmerze. Dieser zeigt daher ebenso viele qualitative Formen und Färbungen wie die Empfindung selbst. Es gibt schmerzhafte Tasteindrücke, Geräusche und Lichtreize; ebenso zeigt der Schmerz der innern Organe locale Verschiedenheiten, die unter den Bezeichnungen brennend, stechend, reißend, bohrend u. dergl. in der Pathognomonik der Organe eine gewisse Rolle spielen. Anderseits besitzt aber freilich der Schmerz, von welchem Theil er auch ausgehen möge, einen übereinstimmenden Charakter, so dass selbst bei den eigentlichen Sinnesempfindungen die specifischen Unterschiede um so mehr sich ausgleichen, je mehr sie der Schmerzgrenze sich nähern. Es scheint daher, dass nicht sowohl die Schmerzempfindung selbst als ihre Intensität, ihre Ausbreitung und ihr zeitlicher Verlauf jene charakteristischen Unterschiede bedingen. So werden wir einen Schmerz stechend nennen, wenn er räumlich beschränkt ist und plötzlich eine große Intensität erreicht, brennend, wenn er in gleichförmiger Stärke über eine größere Fläche sich ausbreitet, reißend, wenn er allmählich zu seinem Maximum anwächst, bohrend, wenn er zwischen gewissen Grenzen der Intensität hin- und herschwankt. Diese Gleichartigkeit des Schmerzes erklärt sich wohl daraus, dass er wahrscheinlich überall in Erregungsvorgängen der Empfindungsnerven selbst, nicht besonderer Endapparate derselben seine peripherische Quelle hat, worauf auch die gleichförmige Verbreitung der Schmerzempfindlichkeit über das ganze Tastorgan und über die sensibeln

Nerven selbst hinweist. Die große Intensität des Schmerzes dagegen, mit welcher zugleich der später (in Cap. X) zu besprechende intensive Gefühlswerth desselben zusammenhängt, ist wohl durch die umfangreiche Ausbreitung des Reizungsvorganges in der centralen grauen Substanz bedingt, auf welche die schon früher erwähnten Leitungswege der Schmerzeindrücke hinweisen (S. 111).

Die weiteren Eigenthümlichkeiten der Schmerzempfindung erklären sich ebenfalls aus dem centralen Sitz der Erregungen. Hierher gehört vor allem die Ausstrahlung der Empfindung in zahlreichen Mitempfindungen, die im allgemeinen mit der Stärke des Schmerzes zunimmt und das empfindende Subject vollständig über den Sitz des Schmerzes täuschen kann; ferner die langsame Entstehung und Leitung der Schmerzerregungen. Es ist bekannt, dass bei Verwundungen der Haut oder anderer sensibler Theile zuerst nur ein Tasteindruck empfunden wird, dem dann merklich später, allmählich wachsend und sich ausbreitend, die Schmerzempfindung nachfolgt. Diese Unterschiede sind, wie G. Burckhardt[1]) fand, schon unter normalen Verhältnissen deutlich nachzuweisen. Noch entschiedener treten sie bei gewissen Erkrankungen des Rückenmarks hervor, welche mit Erschwerungen der Leitung verbunden sind. Wenn man solchen Kranken Nadelstiche applicirt, so empfinden sie anscheinend momentan die Berührung, während der Schmerz erst nach 1—2 Secunden percipirt wird[2]). Einen Grenzfall dieses Verhaltens bildet die nicht selten bei hysterischen Kranken und in hypnotischen Zuständen beobachtete Erscheinung, dass überhaupt nur die Tastempfindung entsteht, die Schmerzempfindung aber ausbleibt, ein Zustand, der ähnlich auch durch die anästhetischen Betäubungsmittel oder, wie früher erwähnt, bei Thieren auf vivisectorischem Wege durch die Trennung der grauen Rückenmarkssubstanz bei Erhaltung der weißen Markstränge herbeigeführt werden kann[3]). Unter diesen Umständen ist es begreiflich, dass die pathologische Beobachtung den Mangel der Schmerzempfindung geradezu als ein Symptom aufzufassen pflegt, das auf centrale Störungen schließen lässt[4]). Zugleich wird hierdurch die allmähliche Steigerung und Ausbreitung des Schmerzes, ohne

1) G. Burckhardt, Die physiologische Diagnostik der Nervenkrankheiten. Leipzig 1875, S. 79 ff.

2) Osthoff, Die Verlangsamung der Schmerzempfindung bei Tabes dorsalis. Diss. Erlangen 1874. Leyden, Klinik der Rückenmarkskrankheiten. Ziemssen's Handbuch XI, 2. In seltenen Fällen ist auch das Gegentheil beobachtet worden, nämlich langsamere Leitung der Tast- als der Schmerzeindrücke. Es dürfte sich hierbei vielleicht um pathologische Zustände des Rückenmarks handeln, welche den der Strychninvergiftung folgenden ähnlich sind. Auch bei der letzteren beobachtet man enorme Unterschiede der Leitungsgeschwindigkeit für schwache und starke Reize. Siehe oben S. 269 und meine Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, S. 70 ff.

3) Vgl. oben S. 110.

4) Richet, Recherches sur la sensibilité, p. 284.

dass doch der peripherische Reiz eine Veränderung erfährt, erklärlich. Denn diese Thatsache fügt sich vollständig den Erscheinungen der Summation der Erregungen und der Steigerung der Erregbarkeit, die wir früher kennen lernten[1]. Je mehr aber solche Erscheinungen auf allgemeinen Eigenschaften der centralen Substanz beruhen, um so weniger rechtfertigen sie die zuweilen aufgetauchte Annahme eines specifischen Schmerzcentrums[2]. Wie alle Sinneserregungen der Leitung zu den sensorischen Theilen der Hirnrinde bedürfen, wenn sie zu bewussten Empfindungen werden sollen, so wird dies freilich auch mit den Schmerzerregungen der Fall sein, aber es ist durchaus kein Grund dazu gegeben, für den Schmerz etwa eine besondere centrale Sinnesfläche in Anspruch zu nehmen und so eine Art specifischer Sinnesqualität aus ihm zu machen. Vielmehr spricht die Erfahrung durchaus dafür, dass der Schmerz nur die heftigste Erregung irgend welcher sensorischer Theile anzeigt, welche zugleich die umfangreichsten Miterregungen anderer Theile in Anspruch nimmt. Dass ebenso wenig ein zureichender Grund vorliegt, in den peripherischen Organen besondere, von den eigentlichen Sinnesnerven verschiedene Schmerzfasern vorauszusetzen, die ihre eigenen Leitungswege einschlagen und ihre besonderen Leitungsgesetze besitzen, wurde an einer andern Stelle bereits erörtert[3]. Alle diese Anschauungen sind nicht sowohl durch die Erfahrung entstanden, als aus dem Princip der specifischen Energie entwickelt, und sie werden daher hinfällig, sobald man dieses Princip in der einseitigen Fassung aufgibt, in der es so lange Zeit die Sinneslehre beherrscht hat.

2. Geschmacks- und Geruchsempfindungen.

Die Untersuchung der Empfindungen der beiden niederen chemischen Sinne bietet dadurch Schwierigkeiten, dass Geschmacks- und Geruchseindrücke in der Regel zusammen einwirken und zu complexen Vorstellungen verschmelzen, aus denen nur die Geschmacksempfindungen durch Ausschaltung des Geruchsorgans mit Sicherheit getrennt werden können. Dazu kommt, dass sich die Geschmacksempfindungen immer, die Geruchsempfindungen wenigstens zuweilen mit Erregungen der Tastnerven der Zunge und der Nasenschleimhaut verbinden, so dass es bei gewissen Empfindungen fast unmöglich ist, denjenigen Antheil, der als reine Geschmacks- und Geruchsqualität übrig bleibt, zu isoliren.

1) S. Cap. VI, S. 267.
2) Richet a. a. O. S. 296.
3) Cap. IV, S. 110 f.

Als einfache Geschmacksqualitäten sind jedenfalls sauer, süß, bitter und salzig zu betrachten. Zu ihnen kommen dann noch alkalisch und metallisch, von denen aber zweifelhaft ist, ob sie specifische Geschmacksempfindungen oder Verbindungen einer der vorigen mit Tastempfindungen sind[1]. Mischungen dieser Empfindungen kommen in der mannigfaltigsten Weise vor; dagegen scheinen Variationen der einzelnen Qualitäten, also verschiedene Nüancen des sauer, süß u. s. w. zu fehlen, denn man ist nicht im Stande, verschiedene Säuren, süße Stoffe, Bitterstoffe u. dergl. zu unterscheiden, sofern nicht charakteristische Mischungen mit andern Geschmäcken oder mit Geruchsempfindungen hinzukommen[2]. Durch die Verbindung mit charakteristischen Tastempfindungen sind vorzugsweise ausgezeichnet der saure, alkalische, salzige und bittere Geschmack. Die Säuren bewirken die Empfindung des Adstringirenden, welche, durch die Reizung der Schleimhaut, der submucösen Muskelschichte und der kleinen Gefäßmuskeln veranlasst, wahrscheinlich zum Theil Muskelempfindung ist. Die Alkalien erzeugen in Folge der schnellen Auflösung der oberflächlichen Epithelschichte eine eigenthümliche Empfindung des Weichen, die übrigens aus dem gleichen Grunde auch bei concentrirten organischen Säuren neben der adstringirenden Empfindung vorkommen kann. Im Gegensatze zu dieser mehr directen Wirkung auf die betroffenen Gewebe scheinen Salze und Bitterstoffe, wenn sie in concentrirterer Form zur Anwendung kommen, hauptsächlich reflectorische Bewegungen der Schlingmuskeln und begleitende Muskelempfindungen hervorzurufen. Die Empfindung des Ekels ist eine Gemeinempfindung, welche auch auf andere Weise entstehen kann, vorzugsweise aber an intensive bittere und salzige Geschmackseindrücke gebunden ist. So weit er nicht in diesen Geschmacksempfindungen selbst besteht, ist der Ekel wahrscheinlich eine Muskelempfindung, deren Ausbreitung und Verlauf durch die antiperistaltischen Bewegungen der Schlingmuskeln sowie des Oesophagus und Magens bestimmt wird[3]. Wie bei allen Gemeinempfindungen, so können aber auch hier reflectorische Uebertragungen auf andere Theile und in Folge dessen Mitempfindungen verschiedenen Grades stattfinden: hierher gehören die Haut- und Muskelempfindungen, welche durch die Contraction der Blutgefäße des Antlitzes sowie durch die Erregung der Schweißsecretion hervorgerufen werden, die Empfindungen allgemeiner Muskelschwäche, welche die bei hohen Graden des Ekels stattfindende

---

1) M. v. Vintschgau (Pflüger's Archiv, XX, S. 225 ff., Hermann's Lehrbuch III, 2. S. 208) und Oehrwall (Scandin. Archiv f. Physiol. II. S. 1 ff.) erkennen nur sauer, süß, bitter und salzig als besondere Qualitäten an. Ein einigermaßen sicherer Beweis für diese Beschränkung ist aber bis jetzt noch nicht erbracht.

2) Corin, Bull. de l'Ac. de Belg. XIV, p. 616.

3) A. Stich, Annalen des Charité-Krankenhauses in Berlin, VIII, 1858, S. 22 ff.

reflectorische Hemmung der Muskelspannungen begleitet. Als eine bei allen sehr starken Geschmacksreizen vorkommende Begleitung von Seiten des Tastsinns ist endlich eine stechende Empfindung zu erwähnen, die sich je nach der Beschaffenheit des Reizes zu einer mehr oder weniger starken Schmerzempfindung steigern kann. Wir haben in dieser Empfindung wahrscheinlich ein Reizsymptom zu erblicken, welches von der chemischen Einwirkung auf die sensibeln Nerven selbst herrührt.

Eine äußere Erregung von Geschmacksempfindungen auf anderem Wege als durch chemische Reizung der Endorgane der Geschmacksnerven ist nicht nachgewiesen. Die zuweilen aufgetauchte Behauptung, dass mechanischer Druck auf die Zunge saure oder bittere Geschmacksempfindungen hervorbringe[1], beruht vielleicht auf einer subjectiven Täuschung, welche durch die Association mit bestimmten Tastempfindungen entstanden ist. Wenn man z. B. durch Druck auf die Zungenwurzel Würgbewegungen und Ekelempfindung erzeugt, so kann sich damit die Empfindung des Bittern, als des vorzugsweise ekelerregenden Geschmacks, associiren. Der elektrische Strom erzeugt zwar Geschmacksempfindungen, die am negativen Pol allgemein als sauer, am positiven bald als alkalisch, bald als metallisch oder selbst bitter angegeben werden; aber der Beweis ist nicht geliefert, dass hierbei eine von der Ausscheidung elektrolytischer Zersetzungsproducte unabhängige Geschmackserregung stattfinde[2]. Auch der Umstand, dass die Empfindung selbst unter Umständen nicht fehlt, unter welchen auf der Oberfläche der Zunge solche Zersetzungsproducte nicht nachzuweisen sind, ist hier nicht maßgebend, da möglicherweise die Ausscheidung der Elektrolyten im Innern der Geschmacksorgane die chemische Reizung bewirken kann. Durch die isolirte Reizung einzelner Papillen mit Inductionsströmen lässt sich aber keine Geschmacksempfindung hervorbringen[3]. Angesichts dieses negativen Resultates ist der mehrfach gemachte Versuch, die Verhältnisse des Geschmackssinnes zu einem Beweis für die specifische Energie der Sinnesnerven zu verwerthen, offenbar als gescheitert zu betrachten. Vielmehr sprechen alle Beobachtungen dafür, dass hier wie überall die eigenthümliche Qualität der Empfindung nur in den Endorganen und unter der Einwirkung der Reize, denen das Sinnesorgan angepasst ist, zu Stande kommt. Dagegen zeigen Versuche mit örtlich beschränkter Application der Geschmacksstoffe, dass die einzelnen **Theile der Zunge** eine verschiedene Empfindlichkeit gegenüber den verschiedenen Geschmackseindrücken besitzen, und zwar wird an der Spitze der Zunge süß, an den

---

1) Vgl. v. Vintschgau, Hermann's Physiologie III, 2, S. 188.

2) Rosenthal, Archiv für Anatomie und Physiologie 1860, S. 217. v. Vintschgau, Pflüger's Archiv, XX, S. 81. Hermann, ebend., XLIX, S. 519 ff.

3) Oehrwall a. a. O. S. 63.

Rändern sauer, an der Wurzel bitter am feinsten empfunden. In dem Grad dieser verschiedenen Empfindlichkeit scheinen aber mannigfache individuelle Unterschiede vorzukommen. Ebenso zeigen dann in jedem der erwähnten Gebiete wieder die einzelnen isolirt gereizten Papillen gegenüber den einzelnen chemischen Geschmacksreizen eine verschiedene Reizbarkeit. So fand man z. B. gewisse Papillen durch Weinsäure, aber nicht durch Zucker reizbar, während sich andere umgekehrt verhielten [1]). Da jedoch bei zureichender Concentration des Geschmacksstoffes jede Papille durch jeden Geschmacksreiz erregbar zu sein scheint, so lässt sich daraus ein sicherer Schluss auf die specifischen Endorgane für die einzelnen Geschmacksqualitäten nicht ziehen, wenn es auch schon aus anatomischen Gründen wahrscheinlich ist, dass in den Schmeckbechern Geschmackszellen von abweichender chemischer Erregbarkeit vorkommen. Ob aber diese Unterschiede den oben aufgeführten vier Tastqualitäten entsprechen, oder ob jede Endzelle auf verschiedene Eindrücke in verschiedener Art reagiren kann und nur die Reactionsfähigkeit gegenüber den einzelnen chemischen Einwirkungen eine verschiedene ist, bleibt völlig dahingestellt. Endlich scheint der Geschmackssinn darin dem Gesichtssinn verwandt zu sein, dass gewisse seiner Qualitäten theils Contrastempfindungen sind, die sich wechselseitig verstärken, theils complementäre Empfindungen, die sich in Mischungen aufheben können [2]).

Noch mangelhafter als unsere Kenntniss der Qualitäten des Geschmacks ist die der Geruchsempfindung. Die Zahl wohl unterscheidbarer Empfindungen scheint hier ungleich größer zu sein; doch sind wir auch in diesem Falle nicht im Stande, die einzelnen Qualitäten in Beziehungen zu einander zu bringen. Diese Unbestimmtheit findet ihren Ausdruck darin, dass die Sprache nicht für eine einzige Geruchsempfindung einen selbständigen Ausdruck geschaffen hat, sondern uns nöthigt, die Gerüche nach den Stoffen zu nennen, von denen sie herrühren. Solche Stoffe sind nun stets Gase oder Dämpfe. Feste oder flüssige Substanzen riechen nur, insofern sie verdampfbar sind, und die Stärke der Geruchsempfindung richtet sich dann theils nach der eigenthümlichen Wirkungsfähigkeit der

1) Oehrwall, a. a. O. S. 46.

2) In einer in meinem Laboratorium von Herrn F. Kiesow ausgeführten, aber noch nicht zum Abschluss gelangten Untersuchung ergab sich die Nothwendigkeit, beim Geschmackssinn contrastirende und complementäre Reize zu unterscheiden, wobei beide zusammenfallen können, aber nicht, wie beim Gesichtssinn (vgl. unten Nr. 4), immer zusammenfallen. So sind: 1) Salzig und Süß contrastirend und complementär, 2) Salzig und Sauer, Süß und Sauer contrastirend, aber nicht complementär. Dabei contrastiren Salzig und Sauer, ebenso wie auch Salzig und Süß, sowohl bei simultaner Einwirkung auf verschiedene wie bei successiver auf die nämlichen Schmeckstellen; Süß und Sauer dagegen contrastiren nur bei successiver Einwirkung. 3) Salzig und Bitter, Süß und Bitter, Sauer und Bitter endlich verhalten sich weder contrastirend noch complementär.

Stoffe auf das Geruchsepithel, theils nach der Größe ihrer Verdampfbarkeit. Bei den intensivsten Riechstoffen, den Aethern und ätherischen Oelen, den aromatischen Substanzen, Campherarten, verbinden sich diese beiden Eigenschaften. Absolut geruchlos sind aber unter allen Gasen und Dämpfen vielleicht nur die atmosphärische Luft und ihre Bestandtheile. Der Wasserdampf z. B., der in geringen Mengen nicht riecht, bewirkt in größeren eine deutliche Geruchsempfindung. Anderseits ist es zweifelhaft, ob Geruchsreize empfunden werden, wenn sie nicht in gas- oder dampfförmigem, sondern in flüssigem Zustand mit der Nasenschleimhaut in Berührung kommen [1]).

An eine Classification der Geruchsqualitäten ist bei unserer mangelhaften Kenntniss ihrer wechselseitigen Beziehungen nicht zu denken. Man kann höchstens versuchen, die riechenden Substanzen nach der Aehnlichkeit der Gerüche, die sie erzeugen, in gewisse Classen zu bringen [2]). Hierbei ergibt sich dann im allgemeinen, dass chemisch verwandte Stoffe auch ähnliche Gerüche hervorbringen. Die auffallendsten Ausnahmen, die dieser Satz erleidet, sind wahrscheinlich immer entweder durch Vermischung der Geruchs- mit Geschmacksempfindungen oder mit Reizungen der sensibeln Tastnerven der Nasenschleimhaut verursacht. So ist zweifellos von dem süßlich-fauligen Geruch des Schwefelwasserstoffs nur das Faulige als Geruch, das Süßliche aber als Geschmacksempfindung anzusehen. Ferner wird überall, wo wir die Bezeichnung stechend für einen Geruch gebrauchen, die Vermengung mit einer Empfindung der Tastnerven anzunehmen sein; alle stechenden Gerüche scheinen uns aber als solche verwandt, wie z. B. der Geruch des Ammoniak und der Kohlensäure. In solchen Fällen kann sich die eigentliche Geruchsempfindung sehr verschieden verhalten, sie wird jedoch, namentlich wenn sie schwach ist, durch die begleitende Tastempfindung, die sich zuweilen bis zum Schmerze steigern kann, zurückgedrängt. So ist schon der Geruch des Ammoniak in vorwaltendem Maße Tastempfindung, und die begleitende Geruchsempfindung scheint derjenigen der übrigen kaustischen Alkalien sehr ähnlich zu sein; bei der Kohlensäure verschwindet der Geruch sogar völlig hinter der Einwirkung auf die Tastnerven. Diese letztere ist es auch, welche je nach ihrer Intensität in verschiedenem Grade die Reflexbewegung des Niesens auslöst, wodurch sich dann noch eine Muskelempfindung mit den übrigen Elementen complicirt. Die eigentlichen Geruchseindrücke scheinen diesen

1) E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, S. 499. v. Vintschgau, Hermann's Physiologie, III, 2, S. 257 f. Im Gegensatz zu diesen Angaben fand allerdings Aronsohn (Arch. f. Physiologie, 1886, S. 321 ff.), dass Geruchsstoffe empfunden wurden, wenn sie in verdünnter Kochsalzlösung mit der Nasenschleimhaut in Berührung kamen. Aber da alle Geruchsstoffe verdampfbar sind, so bleibt der Einwand möglich, dass bei seinen Versuchen Dämpfe der Flüssigkeit in den Riechraum eindrangen.

2) Fröhlich, Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl. 1851, VI, S. 322.

Reflex niemals hervorzubringen, denn man findet ihn nur, wo jener sogenannte stechende Geruch vorhanden ist.

Geschmack und Geruch werden hiernach als unentwickelte Sinne bezeichnet werden können, insofern bei beiden die unterscheidbaren Qualitäten nur unvollkommen in wechselseitige Beziehungen zu bringen sind, und überdies Vermengungen dieser Empfindungsarten unter einander und mit Tastempfindungen fortwährend stattfinden. Jeder dieser Sinne bietet uns eine nicht fest bestimmbare Zahl eigenthümlicher Empfindungsqualitäten dar, über deren Relationen wir kaum etwas wissen, die wir aber die mannigfaltigsten Verbindungen mit einander eingehen sehen. Eine ähnliche Unvollkommenheit ist uns schon bei den Haut- und Gemeinempfindungen begegnet; doch wird dieselbe hier deshalb minder bemerklich, weil die qualitativ unsicheren Unterschiede sofort in bestimmte Vorstellungen über die räumlichen und zeitlichen Verhältnisse der Eindrücke sich umsetzen. Wollten wir uns diese Empfindungssysteme, ähnlich wie es später mit den Ton- und Lichtempfindungen geschehen wird, geometrisch versinnlichen, so würden die einzelnen selbständigen Qualitäten als von einander getrennte Raumelemente darzustellen sein, die gegenseitige Lage dieser Elemente würde aber im allgemeinen unbestimmbar bleiben. In solchen Fällen, wo zwei Empfindungen in allen möglichen Verhältnissen mischbar sind, würde die Gesammtheit der Mischempfindungen durch eine die ursprünglichen Raumelemente verbindende Gerade darzustellen sein; auch die Lage dieser Geraden bliebe aber wegen der mangelnden Beziehung zu andern einfachen Empfindungsqualitäten unbestimmbar. Demnach bilden in jedem dieser Empfindungssysteme diejenigen Grundempfindungen, die nicht auf Mischungen zurückgeführt werden können, eine discrete Mannigfaltigkeit von unbekannter Anordnung, zwischen deren Elementen aber alle möglichen stetigen Uebergänge, den beliebig zu variirenden Mischempfindungen entsprechend, vorkommen können.

3. Schallempfindungen.

Die periodischen Bewegungen der Luft, welche sich im Gehörorgan in Reizbewegungen umsetzen, nennen wir im allgemeinen Schall. Wie alle periodischen Bewegungen, so können auch diese in regelmäßigen oder in unregelmäßigen Perioden vor sich gehen. Bei der regelmäßigen periodischen Schallbewegung befindet sich die Luft in Schwingungen, deren während einer gegebenen Zeit immer gleich viele von gleicher Form auf einander folgen; bei der unregelmäßig periodischen Schallbewegung können die einzelnen Schwingungen in Dauer und Form beliebig verschieden sein. Man kann sich nun aber alle, auch die unregelmäßig periodischen Schwin-

gungen der Luft aus regelmäßig periodischen zusammengesetzt denken. Dies lässt sich am leichtesten durch unmittelbare Zusammenfügung einer Anzahl regelmäßig periodischer Wellenzüge zeigen, die beliebig neben einander herlaufen. Sind die Excursionen der oscillirenden Lufttheilchen nicht zu groß, was bei den Schallschwingungen im allgemeinen vorausgesetzt werden darf, so erhält man die resultirende Bewegung, die aus der Interferenz mehrerer Schwingungen hervorgeht, wenn man die Excursionen, welche die einzelnen Wellenzüge für sich zu Stande bringen würden, addirt. Auf diese Weise ist in Fig. 116 durch Addition der punktirten und der unterbrochenen Curve die ausgezogene Wellenlinie erhalten worden: die letztere hat eine unregelmäßig periodische Form, während jede der beiden ersten eine regelmäßig periodische Bewegung darstellt. Da der Schall in der Form rasch auf einander folgender Verdichtungen und Verdünnungen durch die Luft fortschreitet, so ist die so gewonnene Construction natürlich nur ein Bild: man hat sich an Stelle der Wellenberge verdichtete, an Stelle der Wellenthäler verdünnte Schichten der Luft vorzustellen und überdies zu erwägen, dass jede solche Verdichtungs- und Verdünnungswelle nicht in einer Richtung, sondern nach allen möglichen Richtungen, also in Form einer Kugelwelle sich fortpflanzt, bei welcher die einzelnen Verdichtungen und Verdünnungen in concentrischen Kugelschalen auf einander folgen. Da nun durch Addition verschiedenartiger regelmäßig periodischer Schallwellenzüge, die sich, wie in Fig. 116, beliebig durchkreuzen, alle möglichen unregelmäßig periodischen Wellenformen zu erhalten sind, so ist klar, dass auch umgekehrt jede beliebige unregelmäßig periodische Welle in eine Anzahl regelmäßig periodische aufgelöst werden kann. Diese Zerlegung, die scheinbar bloß eine mathematische Fiction ist, hat in der Natur der periodischen Bewegungen ihre gute Begründung. Jedes Massetheilchen, dessen Gleichgewicht durch eine momentane Erschütterung gestört wird, muss nämlich in regelmäßigen Perioden um seine Gleichgewichtslage schwingen. Denken wir uns nun viele solche Erschütterungen in beliebiger Richtung auf einander folgend, so wird die resultirende Bewegung keine regelmäßige mehr sein können, aber sie wird sich immer in eine Anzahl regelmäßig oscillirender Bewegungen auflösen lassen, weil sich eben die ganze Reihe unregelmäßiger Anstöße aus einzelnen zusammensetzt, deren jeder regelmäßig periodische Oscillationen verursachen würde.

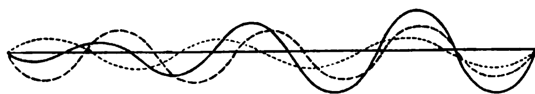


Fig. 116.

Wirken regelmäßig periodische Schallschwingungen auf unser Ohr ein,

so erzeugen sie eine Empfindung, die wir als Klang bezeichnen, wogegen wir die durch eine unregelmäßig periodische Luftbewegung hervorgerufene Empfindung Geräusch nennen. Alle regelmäßig periodischen Bewegungen können ferner in solche zerlegt werden, die dem einfachsten Gesetz regelmäßig periodischer Schwingungen, dem Gesetz unendlich kleiner Pendelschwingungen folgen. Das Pendel bewegt sich fortwährend um eine und dieselbe Gleichgewichtslage. Denken wir uns nun, ein Punkt schwinge nach dem Gesetz des Pendels hin und her, derselbe werde aber außerdem vorwärts bewegt, sodass seine Gleichgewichtslage fortschreitet, so beschreibt der Punkt eine einfache oder pendelartige Schwingungscurve, deren Entstehung man sich auch in folgender Weise versinnlichen kann. Man denke sich einen Punkt in der um *c* (Fig. 117) beschriebenen Kreislinie mit gleichförmiger Geschwindigkeit bewegt und einen Beobachter bei *h* aufgestellt, der den Kreis nur von der Kante, nicht von der Fläche aus sehen kann. Es wird dann diesem Beobachter der in der Kreislinie umlaufende Punkt so erscheinen, als ob er nur längs des Durchmessers *ab*

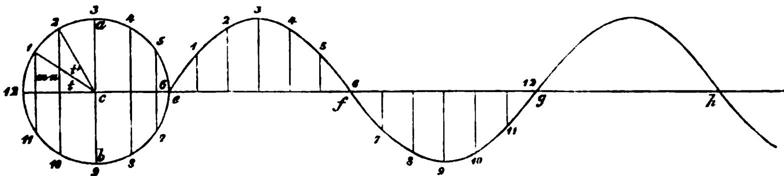


Fig. 117.

auf- und abstiege: seine Bewegung wird aber dabei genau das Gesetz des Pendels innehalten [1]). Um eine fortschreitende pendelartige Schwingung darzustellen, theile man nun den einer ganzen Wellenlänge entsprechenden Raum *eg* in ebenso viele gleiche Theile wie die Peripherie des Kreises (hier in 12), und mache die Lothe auf den Theilpunkten der Linie *eg* der Reihe nach gleich denen, die in dem Kreis von den entsprechenden Theilpunkten *1*, *2*, *3* u. s. w. gefällt sind: die Curve *efg*, welche diese Lothe verbindet, ist dann eine einfache, pendelartige Schwingungscurve.

Jede periodische Schwingungsform lässt sich aus einer bestimmten Anzahl einfacher Schwingungscurven von der hier dargestellten Form zusammensetzen. Aber damit die resultirende Schwingungsform eine regel-

1) Zieht man von *c* aus Radien nach den Punkten *1*, *2* u. s. w., so entsprechen die Winkel t, t' den verflossenen Zeiträumen, und es ist, wenn man mit r den Radius des um *c* beschriebenen Kreises bezeichnet, $m = r \, . \, sin \; t$, $n = r \, . \, sin \; (t + t')$ u. s. w., d. h. die Entfernung der Punkte *1*, *2* u. s. w. von der Gleichgewichtslage ist proportional dem Sinus der verflossenen Zeit. Wegen dieser mathematischen Beziehung werden die pendelartigen Schwingungen auch Sinusschwingungen genannt.

mäßig periodische sei, müssen die Wellenlängen der einfachen Schwingungen, welche addirt werden, in einem einfachen Verhältnisse stehen. Setzen wir die Wellenlänge der langsamsten Schwingungen = 1. so müssen also die Wellenlängen der schnelleren Schwingungen, die mit ihr addirt werden, = $^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_4$ u. s. w. sein. Im entgegengesetzten Fall wird die Schwingungsform eine unregelmäßig periodische wie in Fig. 116. Es lässt sich leicht durch Construction zeigen, dass man auf diese Weise die verschiedenartigsten regelmäßig periodischen Schwingungsformen aus einfach pendelartigen zusammensetzen kann, wenn man die Länge und Höhe der einzelnen Theilschwingungen wechseln lässt, je nachdem also z. B. die geradzahligen oder die ungeradzahligen Schwingungen überwiegen oder auch ganz wegfallen. Die Periode der Schwingungsform bestimmt sich dabei stets nach derjenigen Theilschwingung, welche die größte Wellenlänge besitzt. So sind in Fig. 118 verschiedene Schwingungsformen von gleicher Wellenlänge abgebildet. Die ausgezogenen Curven stellen die resultirenden Schwingungen, die unterbrochenen die einfachen, aus denen jene zusammengesetzt sind, dar. Die Form *A* ist eine der häufigsten: sie wird erhalten, wenn sich ein Ton mit einem etwas schwächeren von der doppelten Schwingungszahl verbindet. Auch die Form *B* ist nicht selten: sie entspricht solchen Klängen, bei denen jeder Ton mit einem schwächeren von der dreifachen Schwingungszahl vereinigt ist. Da auf diese Weise alle möglichen regelmäßig periodischen Schwingungsformen durch Addition aus pendelartigen Schwingungen erhalten werden können, so ist klar, dass auch umgekehrt jede beliebige regelmäßig periodische Schwingungsform in einfache zerlegbar sein muss. Diese Zerlegung ist ebenfalls keine bloße Fiction, sondern in der Natur begründet. Jedes Theilchen, dessen Gleichgewicht erschüttert wird, vibrirt nämlich, vorausgesetzt dass seine Bewegungen nicht gestört werden und die Schwingungsamplitude sehr klein bleibt, in pendelartigen Schwingungen. Werden nun viele Theilchen gleichzeitig oder successiv in vibrirende Bewegungen versetzt, so können durch Addition ihrer Bewegungen die Schwingungen eine verwickeltere Form annehmen, auch wenn sie regelmäßig periodisch

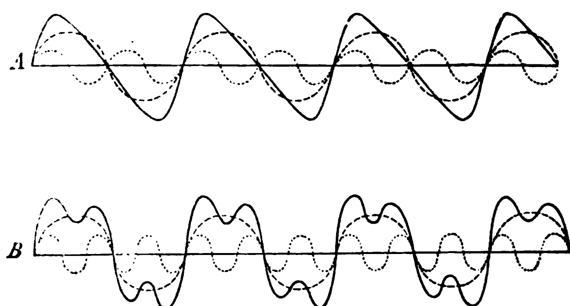


Fig. 118.

bleiben, aber sie müssen doch immer in die einfachen Schwingungen sich auflösen lassen, aus denen sie ursprünglich hervorgegangen sind.

Der pendelartigen Bewegung der Lufttheilchen entspricht eine Klangempfindung, die sich durch ihre Einfachheit auszeichnet: wir nennen dieselbe einen einfachen Klang oder einen Ton. In einem gewöhnlichen zusammengesetzten Klang, der auf einer regelmäßig periodischen, aber zusammengesetzten Luftbewegung beruht, lassen sich in der Regel mehrere neben einander klingende Töne deutlich unterscheiden: unter ihnen zeichnet sich der tiefste stets durch größere Stärke aus, nach ihm, dem Grundton, wird daher auch die Tonhöhe des Klangs bestimmt. Erleichtert wird diese Klanganalyse durch Resonatoren, welche man vor das Ohr hält, abgestimmte Röhren oder Hohlkugeln, deren Luftsäulen vorzugsweise durch diejenigen Schwingungen in Bewegung gesetzt werden, die ihrem Eigenton entsprechen [1]). Hat man erst mittelst eines solchen Resonators einen schwachen Ton, der einen einzelnen Bestandtheil einer complexen Empfindung bildet, wahrgenommen, so gelingt es dann leichter, ihn auch ohne Hülfsmittel zu unterscheiden. Auf diese Weise ergibt sich, dass jeder Klang aus einer Anzahl einfacher Töne besteht, aus dem Grundton, welcher die größte Stärke hat und daher die Tonhöhe des Klangs bestimmt, und aus einer gewissen Zahl von Obertönen, denen die zwei-, drei-, vierfache u. s. w. Schwingungszahl entspricht. Die verschiedene Stärke und Zahl dieser Obertöne ist es, von der die Klangfärbung der musikalischen und anderer Klänge abhängt. Ueberdies sind viele Klänge von Geräuschen begleitet, die aber (z. B. das Kratzen der Violinbogen, das Zischen der Orgelpfeifen u. s. w.) in die eigentliche Klangfärbung nicht eingehen. Das Ohr zerlegt somit den zusammengesetzten Klang ganz ebenso in einfache Klänge oder Töne, wie der objective Schwingungsvorgang sich aus einer Anzahl einfach pendelartiger Schwingungen zusammensetzt. Die stärkste dieser pendelartigen Schwingungen empfindet das Ohr als den Grundton des Klangs, die schwächeren als die Obertöne. Dieselbe Analyse erstreckt sich bis zu einem gewissen Grade auch auf die Geräusche. In den meisten Geräuschen vermögen wir deutlich einzelne Klänge zu unterscheiden. Niemals aber lässt sich ein Geräusch vollständig in einzelne Töne auflösen, sondern neben den etwa unterscheidbaren Tönen von bestimmter Höhe bleibt hier stets eine eigenthümliche, je nach der Beschaffenheit des Geräusches wechselnde Empfindung bestehen. Ihre physiologische Unterlage bilden wahrscheinlich einerseits unregelmäßige, nicht in pendelartige Schwingungen sich zerlegende Erschütterungen des Hörnerven, anderseits, wie schon früher

---

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl., S. 73.

(S. 312) erwähnt, die in allen Gehörorganen, auch in solchen, die nicht zur gesonderten Aufnahme einfacher Schwingungen geeignet sind, vorkommenden cilientragenden Sinnesepithelzellen [1]. Bei weitaus den meisten Geräuschempfindungen werden demnach auch die Klangapparate betheiligt sein, die, sobald sie in ganz unregelmäßige Bewegungen gerathen, zwar keine Tonempfindungen mehr vermitteln, darum aber doch ihre Erregungen auf die Hörnervenfasern übertragen können. Wahrscheinlich bildet daher die reine Geräuschempfindung nur einen Grenzfall, der in den entwickelten Gehörorganen nur äußerst selten vorkommt [2].

Unsere Schallempfindungen folgen also in dieser Beziehung treu dem Verlauf der äußeren Reizbewegung: die gleichmäßig andauernde Schwingungsbewegung empfinden wir als stetigen Klang, die unregelmäßig wechselnde als unstetiges Geräusch; die regelmäßig periodische Schwingungsbewegung, den Klang, zerlegen wir in die pendelartigen einfachen Schwingungen, die Töne, aus denen sie besteht, und bis zu einem gewissen Grade, insoweit nämlich begleitende Tonempfindungen existiren, sogar die unregelmäßig periodische Bewegung, das Geräusch, in regelmäßig periodische Schwingungen, Klänge. Man könnte denken, und hat dies in der That zuweilen geglaubt, diese Analyse entspreche in einem gewissen Sinne zwar der Zergliederung, wie sie mathematisch ausgeführt werden kann, nicht aber einer in der Natur vorhandenen Scheidung. Denn hier existiren nur die zusammengesetzten Schwingungsbahnen der Theilchen, nicht die einzelnen pendelartigen Schwingungen. Dennoch sind

1) Die meisten Physiologen betrachten in neuerer Zeit nach dem Vorgange von Helmholtz das Geräusch als eine Summe unregelmäßig sich störender Tonempfindungen. Diese Ansicht beruht aber, wie ich glaube, auf einer unberechtigten Uebertragung der physikalischen Analyse der Geräusche auf die Empfindung. Auch wenn man mit Exner (Pflüger's Archiv XIII, S. 228) und Brücke (Wiener Sitzungsber., 3. Abth. XC, S. 199) die Identität der ton- und der geräuschempfindenden Apparate im Ohr annimmt, so ist damit immer noch nicht die Behauptung gerechtfertigt, das Geräusch sei eine Summe sich störender Tonempfindungen. Die von Brücke geltend gemachten theoretischen Schwierigkeiten liegen nicht in der Sache selbst, sondern nur in den eigenthümlichen Forderungen, die dieser Autor vom Standpunkte einer strengen Durchführung des Princips der specifischen Energie aus an die besonderen Endorgane der Geräuschempfindung stellt. Es ist nicht abzusehen, warum jedem qualitativ verschiedenen Geräusch ein besonderes Endorgan entsprechen müsste, weil es vollkommen denkbar ist, dass die Erregungsform der nämlichen Endorgane mit der Form des erregenden Geräusches wechselt. In diesem Sinne wird man daher annehmen dürfen, dass an der Erzeugung stärkerer Geräuschempfindungen neben den Schwingungen der Cilien der Hörzellen stets auch unregelmäßige Erschütterungen aller Tonapparate betheiligt sind. Dass übrigens die früher (S. 298, 306 ff.) erörterten morphologischen Verhältnisse des Gehörapparats und seiner Entwicklung für eine gewisse Trennung der Geräusch- von den Klangempfindungen sprechen, hat Preyer mit Recht hervorgehoben. (Preyer, Akustische Untersuchungen. Jena 1879, S. 38.) Dagegen geht dieser Autor entschieden zu weit, wenn er annimmt, die Klangapparate besäßen überhaupt keinen Antheil an der Geräuschempfindung.

2) Am ehesten dürfte das hauchende Geräusch, wie es z. B. schwingende Stäbe jenseits der unteren Grenze empfindbarer Töne hervorbringen, hierher zu rechnen sein.

die letzteren in der zusammengesetzten Bewegung insofern enthalten, als diese wirklich aus Anstößen hervorgeht, von denen jeder einzelne eine einfache pendelartige Schwingung erzeugen würde. Das Ohr analysirt hier allerdings vollkommener als das Auge, welches z. B. bei Beobachtung einer Wasserwelle von einer solchen Addition der Schwingungen nichts wahrnimmt, aber es legt nichts in den objectiven Vorgang hinein, was nicht in diesem selbst schon enthalten wäre.

Den Charakter von einfachen Klängen oder von Tönen im physiologischen Sinne haben nur wenige der auf musikalischem Wege erzeugbaren Klänge in mehr oder minder vollständigem Grade, und selbst bei solchen Klängen, welche, wie die der Stimmgabeln auf Resonanzräumen oder der Labialpfeifen der Orgel, objectiv ziemlich genau pendelartigen Schwingungen entsprechen, können möglicher Weise im Gehörorgan schwache Mitschwingungen der auf harmonische Obertöne abgestimmten Theile entstehen. Wir empfinden also wahrscheinlich niemals Töne ganz frei von Klangfarbe, und der einfache Ton ist in diesem Sinne nur ein Gegenstand der Abstraction, dem aber allerdings gewisse Klänge in hohem Grade sich nähern. Die meisten Klänge jedoch besitzen schon vermöge ihrer objectiven Entstehungsweise eine entschiedene Klangfarbe, d. h. es ist in ihnen ein Grundton mit schwächeren Obertönen von der 2-, 3-, 4-fachen Schwingungszahl u. s. w. gemischt. Durch die geringe Stärke dieser Obertöne unterscheiden sich die Klänge von den Zusammenklängen, die durch gleichzeitige Erzeugung mehrerer Klänge entstehen, und deren einzelne Bestandtheile völlig oder nahezu die gleiche Stärke besitzen. Da wir übrigens in der Empfindung den Klang in seine Theiltöne zerlegen können, so besteht keine scharfe Grenze zwischen dem zusammengesetzten Klang und dem Zusammenklang. Der Umstand jedoch, dass die Obertöne eines Klangs eine bedeutendere Höhe im Verhältniss zum Grundton besitzen als die meisten Theilklänge eines Accords, und dass sie von viel geringerer Stärke sind, unterscheidet in der Regel beide hinreichend scharf von einander. Den Klang empfinden wir noch als *eine* Qualität und erst bei großer Aufmerksamkeit und Uebung erkennen wir die zusammengesetzte Natur desselben. Diese Klangqualität ist in den mittleren Tonhöhen und Klangstärken im allgemeinen am deutlichsten ausgeprägt. Bei den tiefsten Tönen wird der Grundton zu schwach im Verhältniss zu den Obertönen, bei den höchsten überschreiten die letzteren die Grenzen der Wahrnehmbarkeit. Wird ferner ein Klang schwach angegeben, so verschwinden die die Klangfärbung bestimmenden Obertöne theilweise; bei sehr starken Klängen dagegen werden dieselben so stark, dass die für die Klangfärbung charakteristischen Unterschiede meistens undeutlicher sind. Je höhere Obertöne endlich einen Klang begleiten, um so geringer werden die rela-

tiven Unterschiede ihrer Schwingungszahlen. Bei Klängen, welche hohe und starke Obertöne enthalten, werden daher ähnliche Erscheinungen wie beim Zusammenklingen nahe bei einander liegender Grundtöne beobachtet: es entstehen scharfe Dissonanzen der Obertöne, die, wie bei der Trompete und andern Blechinstrumenten, eine schmetternde Klangfarbe hervorbringen. Andere Unterschiede des Klangs entstehen je nach dem Ueberwiegen der gerad- oder ungeradzahligen Obertöne. Klänge, die bloß aus geradzahligen Partialtönen mit den Schwingungsverhältnissen 2, 4, 6 u. s. w., oder bloß aus ungeradzahligen Partialtönen 1, 3, 5, 7 u. s. w. bestehen, zeigen im Vergleich mit jenen, welche die ganze Reihe der Obertöne 2, 3, 4, 5, 6 enthalten, eine eigenthümlich mangelhafte Beschaffenheit der Klangfärbung, die jedoch zu bestimmten Zwecken ästhetischer Wirkung Anwendung finden kann [1]).

Unsere Tonempfindung hat eine untere und eine obere Grenze. Sehr langsame Schwingungen empfindet das Ohr noch als einzelne Luftstöße, aber nicht mehr als Ton, sehr schnelle bilden ein continuirliches zischendes Geräusch. In beiden Fällen hört also nicht die Gehörsempfindung überhaupt auf, sondern sie verliert nur ihren Charakter als Klang. Die Bestimmung der Schwingungszahlen, bei denen dies eintritt, hat Schwierigkeiten, die theils experimenteller Natur sind, theils in der Beschaffenheit unserer Empfindung liegen. Offenbar handelt es sich nämlich hier nicht um scharfe Grenzen, und die tiefsten Töne verlieren namentlich dann ihren Klangcharakter, wenn die Schallschwingungen nicht die hinreichende Stärke besitzen. So beruht die Angabe, dass erst bei 28—30 oder gar erst bei 40 Doppelschwingungen [2]) ein Ton gehört werde, zweifellos auf der Anwendung allzu schwacher Klangquellen. Nach Bestimmungen an den unten (S. 471) zu erörternden Differenz- und Stoßtönen großer Labialpfeifen oder an sehr großen Stimmgabeln und schwingenden Stäben kann die untere Tongrenze bei 8—10 Doppelschwingungen angenommen werden [3]). Als obere Grenze fand Preyer [4]) mittelst sehr kleiner Stimmgabeln einen Ton von 40 960 Schwingungen (das *c* der achtgestrichenen Octave). Auch

---

1) Beispiele von Klängen mit vorwiegend ungeradzahligen Obertönen bieten die Clarinette und Bratsche mit ihrer näselnden Klangfärbung; bloß geradzahlige Obertöne enthalten die Klänge der Saiten, wenn sie in einem Dritttheil ihrer Länge gezupft oder gestrichen werden. Vgl. Cap. XII.

2) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl., S. 293.

3) Auf Grund der Versuche mit Differenztönen habe ich schon in der ersten Auflage dieses Werkes (1873) diese Grenze angenommen. Eine große Stimmgabel, die ich von Herrn A. Appunn in Hanau erhielt, lässt sich durch Laufgewichte auf 14 Schwingungen bringen und zeigt dabei einen vollkommen deutlichen Ton. Neuerdings hat endlich Appunn einen schwingenden Stab hergestellt, an dem noch 8—10 Schwingungen als Ton wahrzunehmen sind (A. Appunn, Ueber Wahrnehmung tiefer Töne. Hanau 1889). Hiernach sind auch die Grenzbestimmungen von Preyer, Akustische Untersuchungen S. 1 ff.), der nach seinen Versuchen 16 Doppelschwingungen (das Subcontra-C) als untere Grenze annahm, noch etwa um eine Octave zu hoch.

4) Preyer, Die Grenzen der Tonwahrnehmung, S. 18.

diese Grenze scheint aber noch überschritten zu werden; übrigens sind hier zugleich die individuellen Unterschiede ziemlich bedeutend; auch sind die höchsten Töne schmerzhaft für das Ohr.

Analog der absoluten Reizschwelle für die Intensität eines Tons lässt sich ferner eine solche für die Tonqualität bestimmen, insofern man hierunter die geringste Zahl von Schwingungen versteht, die erforderlich ist, um einem Ton von bestimmter Höhe in seiner Einwirkung auf das Ohr den Toncharakter zu verleihen. Grenzbestimmungen dieser Art lassen sich ausführen, indem man entweder die Schwingungen einer Stimmgabel nur während einer genau messbaren Zeit auf das Ohr einwirken lässt[1], oder indem man objectiv Luftstöße erzeugt, die nur während einer sehr kurzen Zeit auf einander folgen[2]. In den nach diesen verschiedenen Methoden von Exner, Pfaundler und Kohlrausch ausgeführten Versuchen ergab es sich, dass unter günstigen Umständen zwei Schwingungen zur Erkennung des Toncharakters genügten, während eine viel größere Zahl, durchschnittlich etwa 16 Schwingungen, erforderlich war, um die Tonhöhe bestimmen zu können. Die während einer längeren Zeit fortgesetzten Versuche von R. Schulze zeigten jedoch, dass namentlich der letztere Zahlenwerth in hohem Grade von der Uebung abhängig ist, und dass bei maximaler Uebung nicht nur die zur Erkennung des Toncharakters erforderliche Schwingungszahl mit der zur Erkennung der Tonhöhe erforderlichen zusammenfällt, sondern dass auch diese Minimalzeiten unter günstigsten Bedingungen einen Werth zwischen einer und zwei Schwingungen, und zwar bei Tönen von verschiedener Tonhöhe, erreichen können[3].

---

1) Exner, Pflüger's Archiv, XIII, S. 228. Nach demselben Princip hat in jüngster Zeit Herr R. Schulze in meinem Laboratorium Versuche ausgeführt, bei denen die Methode dadurch wesentlich verbessert war, dass der Ton der Stimmgabel aus einer vor derselben angebrachten Resonanzröhre mittelst eines unter dem Boden geführten Kautschukschlauches in ein entferntes Zimmer zum Ohr des Beobachters geleitet wurde, während die Zeit der Einwirkung des Tones durch ein schweres Pendel, das eine in den Schlauch eingeschaltete sich bewegende Hahnvorrichtung öffnete und alsbald wieder schloss, genau regulirt werden konnte. Die erkannte Tonhöhe wurde durch Nachsingen des Tons telephonisch dem Experimentator mitgetheilt.

2) Pfaundler, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 2. Abth., LXXVI, S. 561. W. Kohlrausch, Wiedemann's Ann., X, S. 1.

3) Als Beispiel für die erreichbare Minimalzeit und zugleich für den Erfolg der Uebung seien hier die von einem musikalisch wohlgeschulten Beobachter (O. K.) in drei verschiedenen Uebungsperioden (I, II, III) gewonnenen Zahlen angeführt. Unter der Rubrik Tonhöhe ist der einwirkende Ton nach seiner Schwingungszahl, der erkannte durch sein Buchstabensymbol angegeben. Wo dieser nach der Tonleiter angegebene über oder unter dem objectiven Tone liegt, ist dies durch ein beigefügtes + oder — angedeutet.

	Tonhöhe	Zeitdauer in Sec.	Zahl der Schwingungen.	Corr. Werthe.
I	*G* + 100	0,05	5	5,5—5,7
	b + 240	0,025	6	6,6—6,8
	f + 360	0,01	3,6	4 —4,1
II	*C* 64	0,05	3,2	3,5—3,6
	d 288	0,01	2,88	3,2—3,3

Zwischen den angegebenen Grenzen der tiefsten und der höchsten wahrnehmbaren Töne stuft die Tonempfindung vollkommen stetig sich ab. Die Stelle, die in dieser stetigen Reihe von Empfindungsqualitäten der einzelne Ton einnimmt, bezeichnen wir als Höhe desselben. Die musikalische Scala greift aus der unendlichen Zahl stetig abgestufter Tonhöhen bestimmte Intervalle heraus, die zu den objectiven Schwingungszahlen der Töne in der constanten Beziehung stehen, dass gleiche Intervalle gleichen Verhältnissen der Schwingungszahlen entsprechen. Die musikalische Scala substituirt auf diese Weise dem stetigen Continuum der Tonhöhen ein discretes, indem sie die Uebergänge zwischen den einzelnen von ihr ausgewählten Tonstufen überspringt. So ist in der ganzen musikalischen Scala das Verhältniss der Schwingungszahlen

für die Octave	1 : 2,	für die Quarte	3 : 4,
für die Duodecime	1 : 3,	für die Sexte	3 : 5,
für die Quinte	2 : 3,	für die große Terz	4 : 5,
		für die kleine Terz	5 : 6.

Diese Verhältnisse bleiben ungeändert, wie auch die absoluten Schwingungszahlen sich ändern mögen. Wir sind im Stande, sehr genau und ohne viele Vorbereitung die Intervalle der Tonhöhe wiederzuerkennen, während große Uebung nöthig ist, um die absolute Tonhöhe zu bestimmen. Letzteres bedarf stets einer genauen, durch häufige Wiederholung der Toneindrücke geleiteten Wiedererinnerung, während die Gleichheit oder der Unterschied zweier Tonintervalle, selbst wenn dieselben verschiedenen Höhen der musikalischen Scala angehören, unmittelbar in der Empfindung sich ausprägt. Aus demselben Grunde kann die absolute Stimmung eines musikalischen Instrumentes beträchtlich variiren, ohne dass wir dies wahrnehmen, während wir geringe Abweichungen von jenen regelmäßigen Intervallen sogleich empfinden. Stellen wir uns demnach die Tonreihe als eine gerade Linie vor, auf der gleiche Abschnitte gleichen Intervallen der musikalischen Scala entsprechen, und errichten wir darauf Ordinaten, die den zugehörigen Schwingungszahlen proportional sind, so ist die Curve, welche die Gipfelpunkte der Ordinaten verbindet, analog der Curve des Weber'schen Gesetzes (Fig. 114, S. 401), eine logarithmische Linie. Wird unter dieser Voraussetzung mit H die Tonhöhe, mit S die Schwingungszahl des ge-

---

	Tonhöhe	Zeitdauer in Sec.	Zahl der Schwingungen.	Corr. Werthe.
III	$C+$ 64	0,025	1,6	1,8
	$B+$ 117,5	0,014	1,65	1,8—1,9
	fis + 187	0,008	1,5	1,6—1,7

Die corrigirten Werthe der letzten Columne sind aus den unmittelbaren Versuchszahlen der vorletzten unter Berücksichtigung des arithmetischen Mittels der Beobachtungs- und Ablesungsfehler gewonnen worden.

gebenen Tons und mit b diejenige des tiefsten Tons der Tonreihe, mit K aber eine Constante bezeichnet, so ist

$$H = K \cdot log.\ nat.\ \frac{S}{b}.$$

Nach dem früher (S. 402) festgestellten Sinn der Maßformel bedeutet hier b den Schwellenwerth des Reizes, d. h. die Schwingungszahl, bei welcher die Tonempfindung beginnt. Man kann aber dafür auch diejenige Schwingungszahl wählen, bei der man die Tonreihe willkürlich beginnen lässt: es nimmt dann mit Veränderungen des Werthes von b nur die Constante K andere Werthe an[1]).

Diese Thatsachen haben der Vermuthung Raum gegeben, für die Empfindung der Tonhöhen in ihrer Beziehung zu den Schwingungszahlen der Töne sei das nämliche Gesetz maßgebend, welches die Empfindungsintensitäten in ihrer Beziehung zu den Reizstärken beherrsche. Denn die Annahme scheint nahe zu liegen, gleiche musikalische Tonintervalle seien gleichen Unterschieden der Tonqualität äquivalent. Unter dieser Voraussetzung würde aber in der obigen Gleichung die Größe H die Bedeutung einer absoluten Empfindungsgröße annehmen, und die Gleichung selbst würde eine Subsumtion der Tonhöhen unter diejenige Auffassung des Weber'schen Gesetzes bedeuten, welche in ihm einen unmittelbaren Ausdruck für die Beziehung zwischen Reiz und Empfindung erblickt. Aber da die Feststellung der musikalischen Intervalle zunächst nicht von unserer unmittelbaren Empfindung der Tonqualitäten, sondern von den im nächsten Abschnitt (Cap. XII) zu erörternden Bedingungen der Harmonie und Disharmonie der Töne abhängt, so ist jene Annahme nicht bindend, sondern sie bedarf der Prüfung durch die directe Untersuchung unserer Höhenunterscheidung der Töne.

Diese Prüfung kann wieder mittelst der verschiedenen psychophysischen Maßmethoden (S. 336 ff.) vorgenommen werden. Hierbei zeigt zunächst die mittelst der Methode der Minimaländerungen vorgenommene Bestimmung der Unterschiedsschwelle für zwei dem Einklang nahestehende Töne, dass der Gehörssinn in der qualitativen Unterscheidung der ihm homogenen Reize alle andern Sinne weit übertrifft. In den mittleren Höhen der musikalischen Scala können selbst von dem Ungeübten successiv angegebene Töne unterschieden werden, die nur um wenige Schwingungen in der Secunde differiren, ja ein geübtes Ohr vermag den Unterschied zu erkennen, wenn er nur Bruchtheile einer Schwingung beträgt[2]).

---

1) Der Erste, der die Logarithmen auf das Verhältniss der Töne anwandte, war Euler, Tentamen novae theoriae musicae. Petrop. 1739, p. 73. Vgl. auch Herbart, Ueber die Tonlehre. Werke, VII, S. 224 ff. Eine Berechnung der Logarithmen aller musikalisch angewandten Schwingungszahlen hat Schubring geliefert. (Schlömilch, Kahl und Cantor, Zeitschr. f. Mathematik u. Physik, XIII. Suppl. S. 105.)

2) Die Vergleichung successiv angegebener Töne ist unerlässlich, weil bei dem

Dies zeigt die folgende von PREYER gegebene Zusammenstellung einiger Versuche verschiedener Beobachter, in welcher s und s' die Schwingungszahlen der beiden verglichenen Töne sind, $d = s - s'$ die absolute Unterschiedsschwelle und $r = \frac{s}{d}$ die relative Unterschiedsempfindlichkeit bezeichnet[1].

Beobachter	s	s'	d	r
DELEZENNE	120,209	119,791	0,418	287
SEEBECK	440	439,636	0,364	1212
PREYER	500,3	500	0,300	1666
	1000,5	1000	0,500	2000

Zugleich ergibt diese Reihe, dass, im Widerspruch mit der Forderung des WEBER'schen Gesetzes, nicht die relative Unterschiedsempfindlichkeit r, sondern eher die absolute bei verschiedenen Tonhöhen annähernd constant bleibt. Doch erstrecken sich diese Versuche auf zu wenig Tonhöhen und sind überdies, insoweit sie von verschiedenen Beobachtern herrühren, nicht direct mit einander vergleichbar.

Vollkommen überzeugend ergaben dagegen Versuche, welche E. LUFT[2]) nach der Methode der Minimaländerungen ausführte, dass die relative Unterschiedsempfindlichkeit von den tiefen zu den hohen Tönen zuerst rasch und dann langsamer zunimmt, während die absolute Unterschiedsempfindlichkeit zuerst wächst, dann innerhalb der mittleren Tonhöhen nahezu vollkommen constant bleibt, um bei den hohen Tönen abermals abzunehmen. Dabei fand sich die Unterschiedsschwelle wesentlich kleiner, nur etwa halb so groß als in PREYER's Versuchen. Hiernach können in den mittleren Höhen der musikalischen Scala successiv erklingende Töne noch unterschieden werden, wenn ihr Unterschied $^1/_4$—$^1/_5$ einer Schwingung beträgt[3]). Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht der Schätzungen eines Beobachters (LUFT). d_0 bedeutet die obere, d_u die untere, d die mittlere Unterschiedsschwelle, $r = \frac{s}{d}$ die relative Unterschiedsempfindlichkeit; unter v_0 und v_u sind die mittleren Variationen der Schätzungen d_0 und d_u angegeben. Die Versuche sind mit Stimmgabeln auf Resonanzräumen ausgeführt, deren eine, die Normalgabel, unverändert blieb, während die andere, die

---

gleichzeitigen Erklingen Schwebungen entstehen, an denen sich der Höhenunterschied der Töne auch dann verräth, wenn er nicht unmittelbar in der Empfindung aufgefasst wird. Vgl. unten S. 466 ff.

1) PREYER, Die Grenzen der Tonwahrnehmung, S. 26 ff.

2) E. LUFT, Phil. Stud. IV, S. 511 ff.

3) Musikalisch geübte und ungeübte Beobachter verhalten sich in dieser Beziehung, nachdem erst die unerlässliche Versuchsübung vorübergegangen ist, vollkommen gleich, abgesehen natürlich von Fällen abnormer Unempfindlichkeit. Der große Werth, welcher in früheren Beobachtungen auf das Moment der musikalischen Uebung gelegt wurde, hat hier wie in andern Fällen lediglich in der Art der Ausführung derselben, bei der es zu einer erheblichen Versuchsübung überhaupt nicht kommen konnte, seinen Grund.

Vergleichsgabel, durch ein an einer Millimetereintheilung verschiebbares Laufgewicht verstimmt werden konnte. Die Einflüsse der Zeitlage sind in den mitgetheilten, aus 16 Versuchen gewonnenen Zahlen durch Mittelziehung eliminirt worden.

s	d_o	d_u	v_o	v_u	d	r
64	0,151	0,147	0,027	0,032	0,149	430
128	0,168	0,150	0,047	0,035	0,159	805
256	0,202	0,261	0,061	0,052	0,232	1103
512	0,230	0,272	0,040	0,046	0,251	2040
1024	0,256	0,179	0,101	0,081	0,218	4697
2048	0,376	0,347	0,144	0,158	0,362	5657

Die Werthe von d zeigen, dass innerhalb der musikalisch und namentlich für den Gesang am häufigsten verwendeten Tonhöhen von 256 bis 1024 Schwingungen die absolute Unterschiedsschwelle fast völlig constant ist.

Geringer als für Töne, die vom Einklange aus gegen einander verstimmt werden, ist im allgemeinen die Unterschiedsempfindlichkeit für musikalische Intervalle; doch kann sie für die Octave bei musikalisch Geübten der des Einklangs nahe kommen oder diese sogar übertreffen, während Quinte, Quarte, gr. Terz u. s. w. eine in zunehmendem Maße geringere Unterschiedsempfindlichkeit zeigen. Dies ergibt sich aus den folgenden von J. Schischmánow[1]) an Stimmgabelklängen in einer mittleren Tonlage (zwischen 256 und 512 Schwingungen) für die untere Schwelle gewonnenen Werthen:

Octave	Quinte	Quarte	Gr. Sexte	Gr. Terz
0,164	0,253	0,262	0,345	0,326
Kl. Terz	Gr. Secunde	Kl. Sexte	Kl. Septime	Gr. Septime
0,392	0,399	0,498	0,501	0,619

Dabei ist übrigens die musikalische Uebung von größerem Einfluss als bei der Unterschiedsempfindlichkeit für den Einklang. Auch finden sich, wie schon Preyer[2]) fand, in der Reihenfolge namentlich der mittleren Intervalle der obigen Reihe (Quarten, Terzen, Sexten) individuelle Unterschiede.

Wie die musikalischen Intervalle Tonstrecken bilden, deren Wiedererkennung in den zuletzt erwähnten Versuchen in Bezug auf ihre Genauigkeit geprüft wird, so können nun aber auch Tonstrecken eingetheilt werden, indem man sich die Aufgabe stellt, zwischen zwei gegebenen um ein beliebiges Intervall entfernten Tönen t und h einen Ton m' zu finden, der als der mittlere zwischen t und h empfunden wird. Solche Theilungen von Tonstrecken sind wieder am leichtesten bei den durch

1) Schischmanow, Phil. Stud. V, S. 558 ff.
2) Preyer, Die Grenzen der Tonwahrnehmung, S. 38 ff.

musikalische Erfahrung geläufigsten Intervallen vorzunehmen; sie werden aber nach einiger Uebung leicht auch von solchen ausgeführt, die jeder musikalischen Bildung entbehren, und sie können auch dann vorgenommen werden, wenn die Töne *t*, *h* und *m'* keine musikalischen Intervalle mit einander bilden. In den letzteren Fällen bieten sie dann den Vortheil dar, dass die Tonschätzungen von dem Einfluss der Gewöhnung an bestimmte Intervalle frei sind, also ein zuverlässigeres Bild der nach der reinen Empfindung vorgenommenen Eintheilung der Tonstrecken abgeben. Offenbar besteht die Ausführung dieser Versuche lediglich in einer Uebertragung der Methode der mittleren Abstufungen auf die Tonqualitäten. Um den Einfluss der Zeitlage eliminiren zu können, bediente sich C. Lorenz[1]) in seinen zahlreichen, sich über ein weites Tongebiet (von 32 bis 1024

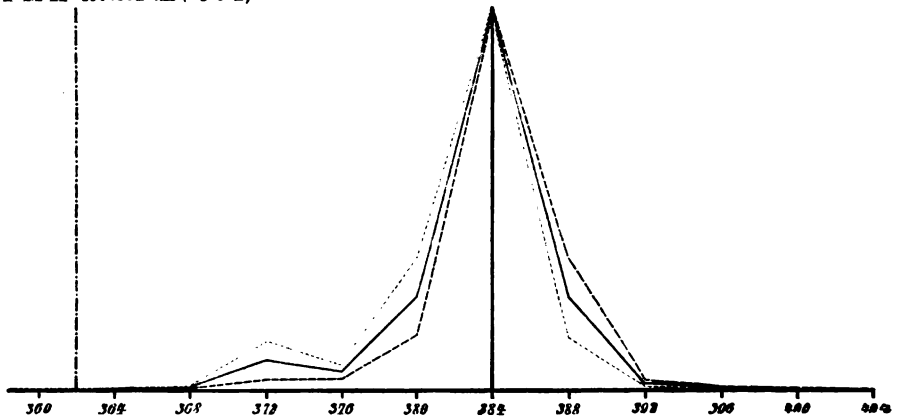


Fig. 119.

Schwingungen) erstreckenden Versuchen des Verfahrens der unregelmäßigen Variation des mittleren Reizes (S. 345). Demnach wurde in jeder Versuchsgruppe zwischen einem constant bleibenden tiefen und hohen Ton, *t* und *h*, ein mittlerer m_v, welcher variabel war, bald in der Richtung $t\ m_v\ h$, bald in der entgegengesetzten $h\ m_v\ t$ eingeschaltet, und auf diese Weise derjenige Ton *m'* bestimmt, welcher nach dem Ergebniss aller Schätzungen der Mitte zwischen *t* und *h* entsprach. Selbstverständlich sind übrigens solche Eintheilungen hier, ebenso wie bei der Intensitätsmessung der Empfindungen, nur möglich, so lange der Umfang der Tonstrecken eine gewisse Grenze nicht überschreitet: entfernen sich *t* und *h* um mehr als etwa 2 Octaven von einander, so wird eine genaue Schätzung unmöglich.

1) C. Lorenz, Phil. Stud. VI, S. 26 ff.

Innerhalb dieser Grenzen zeigt sich nun, dass die geschätzte Tonmitte m' mit der wirklichen absoluten Tonmitte m entweder vollständig oder doch sehr nahe zusammenfällt, immer aber von der nach der Abstufung der musikalischen Tonintervalle zu erwartenden relativen Tonmitte erheblicher abweicht. Diese Thatsache bestätigt sich nicht nur dann, wenn die Töne t, m, h harmonische Intervalle bilden, sondern auch wenn sie in einem beliebigen nicht-harmonischen Verhältnisse zu einander stehen; nur pflegt im ersteren Fall die richtige Mitteschätzung genauer zu sein als im zweiten. Die in Fig. 119 und 120 graphisch wiedergegebenen Resultate zweier Versuche veranschaulichen dieses Verhältniss. Die Schwingungszahlen sind auf einer Abscissenlinie aufgetragen, die Höhe der zugehörigen Ordinate entspricht der zugehörigen Procentzahl von Mitteschätzungen, die ausgezogene Verti-

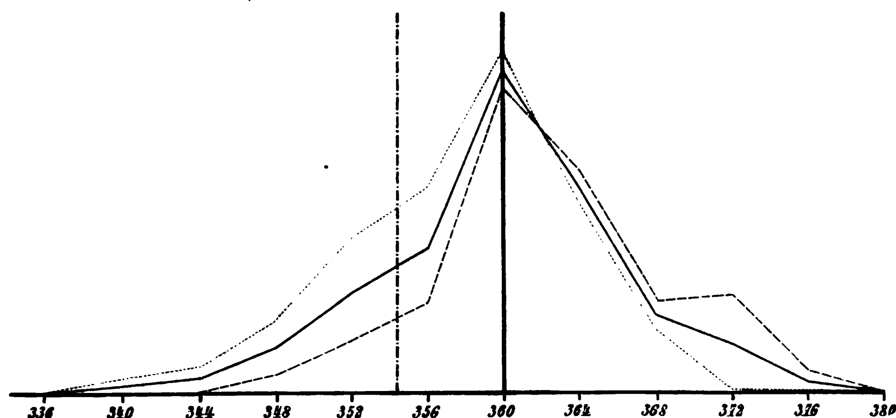


Fig. 120.

callinie der absoluten, die unterbrochene der relativen Mitte zwischen t und h. Die ausgezogene Curve gibt die Mittelzahlen aus beiden Zeitlagen, die unterbrochene entspricht der Zeitfolge tm_vh, die punktirte der umgekehrten hm_vt. Die Fig. 119 repräsentirt die Schätzungen bei den harmonischen Intervallen 256 : 384 : 512 (= 2 : 3 : 4), die Fig. 120 entspricht den unharmonischen Intervallen 296 : 360 : 424 (37 : 45 : 53). Die ungenauere Schätzung im letzteren Fall spricht sich darin aus, dass viele Mitteschätzungen diesseits wie jenseits der absoluten Mitte vorkommen, so dass die Curve allmählicher zu ihrem mit m zusammenfallenden Maximum ansteigt. In Bezug auf den Einfluss der Zeitfolge lehrt das Lageverhältniss der unterbrochenen und der punktirten Linien übereinstimmend, dass man in diesen Fällen bei aufsteigender Folge geneigt war, die tiefer liegenden variabeln Töne relativ tiefer und die höher liegenden höher zu schätzen,

als bei absteigender. Doch finden sich in dieser Beziehung nicht nur individuelle Abweichungen, sondern auch solche in den verschiedenen Reihen der nämlichen Versuchsperson.

Indem nun diese Beobachtungen zeigen, dass die Abmessung der Tonhöhen der Abstufung der objectiven Schwingungen direct proportional geht, machen sie es offenbar zugleich wahrscheinlich, dass die Abstufung der Töne ein Product unmittelbarer Vergleichung der einfachen Empfindungen und nicht erst durch Nebenbedingungen, z. B. durch begleitende Partialtöne von übereinstimmender Höhe, wie man behauptet hat, veranlasst ist. Die Wahl der in der musikalischen Scala enthaltenen Tonstufen dagegen beruht nicht auf dem unmittelbaren Maß der Empfindungen. Sie ist, wie wir später sehen werden, durch die Gesetze der Consonanz und Harmonie bestimmt, welche ihrerseits wieder von der Zusammensetzung der Klänge aus Theiltönen abhängen.

Die Tonreihe bildet ein Continuum von einer Dimension. Wir können sie uns durch eine Linie versinnlichen, am einfachsten durch eine Gerade von unbestimmter Ausdehnung. Ihre beiden Endpunkte sind die untere und die obere Grenze der Tonhöhen. Beide Grenzen sind rein physiologische, sie wechseln bei verschieden organisirten Wesen, ja sogar bei verschiedenen Individuen derselben Art, denn sie sind abhängig von der wechselnden Abstimmung der mit der Acusticusendigung verbundenen Einrichtungen. Berücksichtigt man gleichzeitig die Intensität der Empfindung, so wird aus der Tonlinie ein Continuum von zwei Dimensionen, das sich am einfachsten in der Form einer Ebene darstellen lässt. In unserm Bewusstsein hat außerdem als dritte Dimension der Tonempfindungen deren zeitliche Dauer eine wesentliche Bedeutung. Aber da die Zeitanschauung aus der gegenseitigen Beziehung wechselnder Empfindungen entspringt, so wird hierauf erst bei der Verbindung der Tonempfindungen zu zusammengesetzten Vorstellungen näher einzugehen sein.

Zur Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen benutzt man am zweckmäßigsten Stimmgabeln, die auf einem auf ihren Grundton abgestimmten, an der einen Seite offenen Resonanzraum aus Holz befestigt sind (Fig. 121). Solche Gabeln bieten den Vortheil dar, dass ihr Klang unter allen musikalischen Klängen am meisten dem einfachen, pendelartigen Schwingungen entsprechenden Ton sich nähert[1]). Zur Bestimmung der Unterschiedsschwelle

1) Da diese Einfachheit des Tons der mit Resonanzräumen verbundenen Stimmgabeln nur eine annähernde ist, so verhalten sich in dieser Beziehung keineswegs alle Stimmgabeln gleich. Nach meinen Erfahrungen zeichnen sich namentlich die Appunn'schen in hohem Maße durch Einfachheit des Klangs aus, während die stärker klingenden und viel länger nachtönenden Koenig'schen Gabeln deutlich den ersten Oberton erkennen lassen. Bei den tiefsten Gabeln, die nicht mit Resonanzräumen versehen werden können, lassen sich störende Obertöne durch einen an geeigneter Stelle anzubringenden, die

bedarf man für jeden zu untersuchenden Ton zweier gleichgestimmter Gabeln, von denen die eine durch die Verschiebung von Laufgewichten an einer Millimeterscala gegen die andere verstimmt werden kann (Fig. 122). Zur genauen Einstellung dient ein an dem einen Laufgewicht festgelötheter Draht, der mit einer an dem andern Gewicht angebrachten Marke in jeder Stellung genau zur Deckung kommen muss. Wählt man die Methode der Minimaländerungen, so wird dann in der auf S. 341 f. angegebenen Weise verfahren, indem man immer in gleichen Pausen die Gabeln mit einem Clavierhammer anschlägt und, vom Einklange ausgehend, die obere und untere Unterschiedsschwelle in den ver-

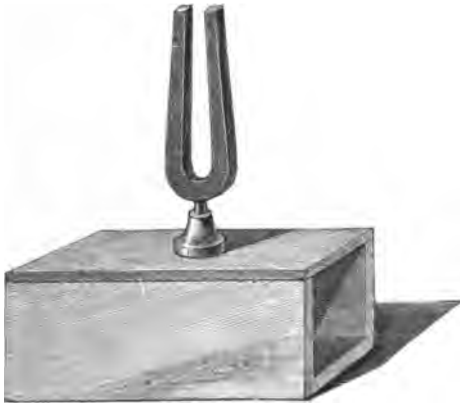


Fig. 121.



Fig. 122.

schiedenen Zeitlagen aufsucht. Die diesen Schwellen entsprechenden Schwingungsdifferenzen beider Gabeln werden dann durch Zählen ihrer Schwebungen bei gleichzeitigem Anschlagen ermittelt. Um die Theilung von Tonstrecken nach der Methode der mittleren Abstufungen auszuführen, werden, wie es Fig. 123 zeigt, drei solche Stimmgabeln vor auf sie abgestimmten und durch Ausziehen in ihrer Stimmung etwas veränderlichen Resonanzröhren (I, II, III) aufgestellt. Das Ende einer jeden der letzteren mündet in einem Kautschukschlauch, der bei *s* in einen einzigen in ein entferntes Zimmer geleiteten Schlauch übergeht, wie in der Fig. durch den Zwischenraum *z* angedeutet ist. Dort befindet sich

Partialschwingungen dämpfenden Kautschukring entfernen. Die Behauptung von Preyer (Akustische Untersuchungen S. 13 ff.), dass sich in allen solchen Stimmgabelklängen mit Leichtigkeit Obertöne objectiv nachweisen ließen, beruht auf einem Irrthum. Dieser Beobachter fand nämlich, dass empfindliche Stimmgabeln auf Resonanzkästen immer in Mitschwingungen geriethen, wenn eine andere Stimmgabel, die ihren Grundton angab, in Schwingungen versetzt wurde. Nun ist aber bekannt, dass ein schwingungsfähiger Körper, der auf n Schwingungen abgestimmt ist, nicht nur, wenn ihn n Impulse, sondern auch wenn ihn $\frac{n}{2}, \frac{n}{3}, \frac{n}{4}$ .... Impulse in der Sec. treffen, in Oscillationen geräth. Empfindliche Stimmgabeln gerathen daher bei jedem Ton in Mitschwingungen, zu dem sich ihre Schwingungszahlen wie harmonische Obertöne verhalten, ohne dass deshalb in jenem Tone selbst schon die Obertöne enthalten sein müssen.

die Versuchsperson, die das in eine kleine Glasröhre *o* mündende Ende des Schlauchs in das Ohr steckt. In einer Versuchsreihe lässt man nun die zwei Gabeln 1 und 3, die tiefste und höchste, in ihrer Stimmung constant, während die mittlere 2 in jedem Versuch durch Verschiebung der Laufgewichte nach einem zuvor von dem Experimentator festgestellten Plane in ihrer Tonhöhe variirt wird. Beim Beginn des Versuchs werden die drei Gabeln rasch nach

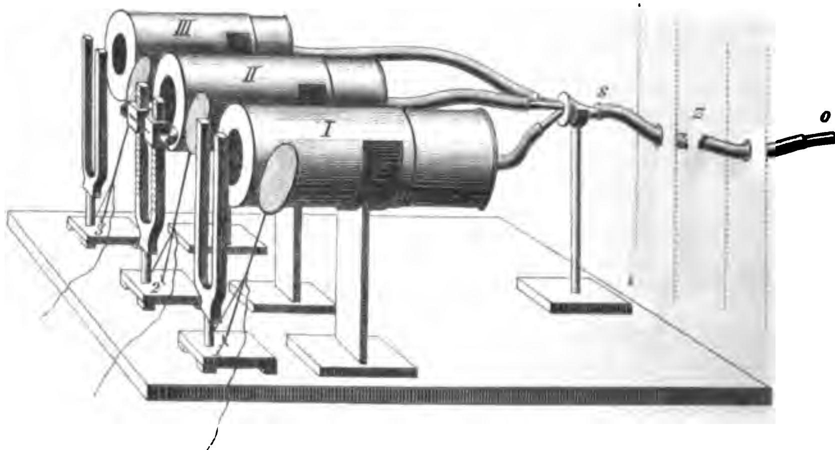


Fig. 123.

einander angeschlagen und dann in einem genau abzumessenden Tempo jede der Resonanzröhren durch Zug an den entsprechenden Federn während einer kurzen, ebenfalls abgemessenen Zeit geöffnet und sofort wieder geschlossen. Die Beobachtung in einem entfernten Raum bietet den Vortheil, dass die Versuchsperson, vor allen Nebengeräuschen geschützt, nur die drei, ihr kurz vorher durch ein telegraphisches Signal angekündigten Töne wahrnimmt.

Zu Untersuchungen, die sich über eine sehr große Zahl von Tönen erstrecken, wird man in der Regel zu andern Klangquellen, namentlich zu den leicht in großer Anzahl herzustellenden Zungenpfeifen, seine Zuflucht nehmen. Die so erzeugten Klänge sind aber nicht mehr annähernd einfach, sondern sie enthalten neben dem stärkeren Grundton schwächere Obertöne von der 2, 3, 4...-fachen Schwingungszahl des ersteren. Um einen solchen Klang in Bezug auf Obertöne zu analysiren, bedient man sich der oben erwähnten Resonatoren, wie einen solchen Fig. 124 darstellt. Für einen Klang von der Schwingungszahl *s* ist zur Analyse der Obertöne eine Reihe von Resonatoren erforderlich, die einzeln auf die Schwingungszahlen 2*s*, 3*s*, 4*s* . . . abgestimmt sind. Das Ende *b* des Resonators wird in das Ohr gebracht, das Ende *a* der Schallquelle zugekehrt. Am zweckmäßigsten werden diese Resonatoren, namentlich die größeren, aus Zink-

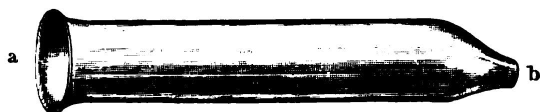


Fig. 124.

blech angefertigt. Da übrigens Resonanzräume nicht bloß auf ihren Eigenton, sondern auch auf tiefere Töne, in deren Obertonreihe jener Eigenton gehört, in Mitschwingungen gerathen können, so ist der durch einen Resonator gehörte Oberton im allgemeinen erst dann mit Sicherheit als Partialton des analysirten Klangs vorauszusetzen, wenn es gelingt, ihn auch ohne Resonator in demselben zu hören[1]). Die Resonatoren dienen also nicht sowohl der endgültigen Nachweisung als der ersten Entdeckung schwacher Obertöne, die man mit bloßem Ohr erst zu hören pflegt, wenn zuvor in Folge ihrer resonatorischen Verstärkung die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt worden ist.

Für psychologische Untersuchungen, bei denen man einer großen Reihe wenig verschiedener Klänge bedarf, ist der APPUNN'sche Tonmesser ein sehr nützlicher Apparat. Derselbe besteht aus einem System von Zungenpfeifen, die von einem darüber befindlichen Blasebalg aus einzeln erregt werden können. Die Fig. 125

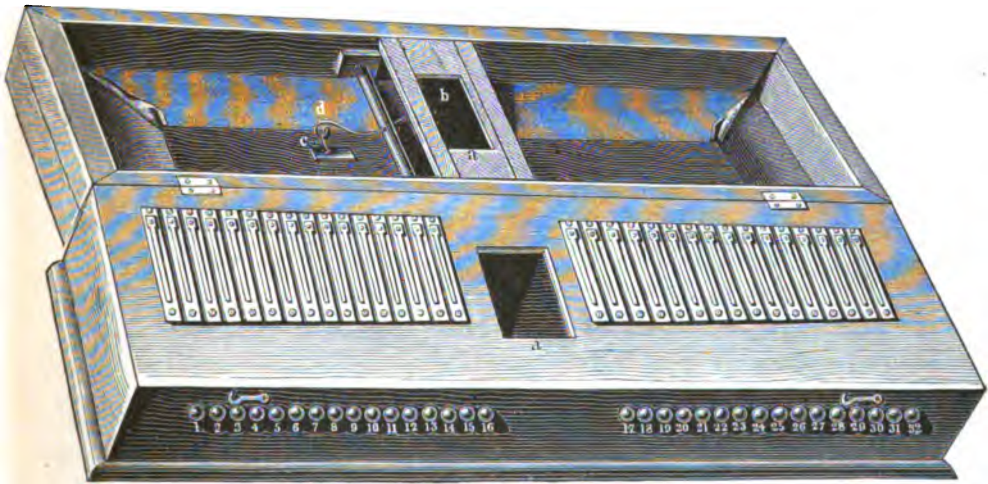


Fig. 125.

zeigt das Instrument im geöffneten Zustand, den Deckel mit dem darin befindlichen Blasebalg zurückgeschlagen, um die Reihe der Zungen sichtbar zu machen. An der vordern Wand befinden sich eine Reihe von Knöpfen (1 bis 32), an denen die zu den einzelnen Zungen gehörigen Ventile gezogen werden, um die Zungen zum Tönen zu bringen. Die Luft wird durch einen Blasetisch geliefert, auf welchen man das ganze Instrument aufsetzt. Durch die Oeffnung *a* des Zugangsrohres strömt die Luft aus dem Blasetisch ein und hebt das bei geschlossenem Instrument unmittelbar auf *a* ruhende Ventil *b* in die Höhe, um durch dasselbe in den über den Zungen befindlichen Raum einzuströmen und die einen Blasebalg bildende Decke des Instruments in die Höhe zu heben. Zur Regulirung des Luftdrucks ist an der Decke ein Faden *c* angebracht, der, sobald er durch Emporheben der Decke zureichend gespannt ist, den auf das

1) H. GRASSMANN, WIEDEMANN's Ann. I, S. 606.

Ventil *b* von oben drückenden Hebel *d* bewegt und so durch Schluss des Ventils den Zugang der Luft hemmt. Wird nun, während der Blasebalg über den Zungen gefüllt ist, eines der Ventile 1 bis 32 gezogen, so geräth alsbald die betreffende Zunge in Schwingungen, indem die Luft an ihr vorüber nach unten entweicht. Bei den tieferen und mittleren Lagen der musikalischen Scala genügt bei der Abstufung nach 2 oder 4 Schwingungen je ein Tonmesser für eine Octave, bei den höchsten wird es nöthig, die Octave auf mehrere Instrumente zu vertheilen. Das Leipziger Institut besitzt solche Tonmesser von 32 Schwingungen an bis zu 1024 Schwingungen, die beiden tiefsten Octaven in Abstufungen von 2, die andern in solchen von 4 Schwingungen.

Die allgemeinen Resultate der von C. Lorenz mittelst dieser Tonmesser ausgeführten Versuche lässt die folgende Tabelle übersehen, die einen Auszug aus der von ihm gegebenen Zusammenstellung der gefundenen Empfindungsmitten m' enthält[1]. $T:M:H$ gibt die einfachen Schwingungsverhältnisse der Töne t, m, h an, g ist die Schwingungszahl desjenigen Tones, der die geometrische Mitte zwischen t und h bilden würde. Die Empfindungsmitte m' ist in der auf S. 345 angegebenen Weise berechnet. Unter m'' sind die von Jul. Merkel[2]) aus den Schätzungsergebnissen zweier beliebiger Töne m_v nach der auf S. 355 erwähnten Methode berechneten Werthe von m' mitgetheilt. Die Buchstaben *P* und *L* bezeichnen die zwei Beobachter, deren Versuche in diesem Auszug berücksichtigt worden sind.

$T:M:H$	$t:m:h$	m'		m''		g
		L	P	L	P	
8 : 15 : 22	32 : 60 : 88	64		64,6		53
1 : 2 : 3	34 : 68 : 102	71		71,9		58,9
3 : 4 : 5	132 : 176 : 220	181	185	176,2	185,8	160,4
11 : 13 : 15	176 : 208 : 240	211	217	209,1	217,5	205,5
2 : 3 : 4	256 : 384 : 512	384	384	382	390,6	362,3
4 : 5 : 6	256 : 320 : 384	324	325	319,7	324,4	313,5
5 : 6 : 7	340 : 408 : 476	404	409	405,6	409,4	402,3
8 : 9 : 10	256 : 288 : 320	290	288	288,9	290	286,2
16 : 17 : 18	256 : 272 : 288	273	275	273,1	277,8	271,5
30 : 31 : 32	480 : 496 : 512	496	497	496,8	497,5	495,7
97 : 107 : 117	388 : 428 : 468	430	430	425,4	431,7	426,1
2 : 5 : 8	64 : 160 : 256	163		164,7		128
2 : 5 : 8	128 : 320 : 512	326		323,8		256
2 : 5 : 8	256 : 640 : 1024	649		647,9		512

Indem Helmholtz, wie wir im Cap. XII sehen werden, die Intervalle der musikalischen Scala auf bestimmte Uebereinstimmungen in den Partialtönen der Klänge zurückführt, glaubt er zugleich annehmen zu dürfen, dass die Unterscheidung der Tonhöhen überhaupt auf der Klangverwandtschaft beruhe. Wenn jedoch diese Ansicht richtig wäre, so müsste die Erkennung der Intervalle bei

---

1) C. Lorenz a. a. O. S. 85.
2) Merkel, Phil. Stud. VIII, S. 125.

Klängen, denen die Obertöne mangeln, unmöglich werden. Dies ist in der That zum Theil schon von HELMHOLTZ, noch entschiedener aber von G. E. MÜLLER[1]) behauptet worden. Nach dem letzteren soll bei reinen Stimmgabelklängen nur durch die Association mit früheren Eindrücken eine Wiedererkennung möglich sein. Nun ist sicherlich die Erkennung der Octave, Quinte u. s. w. als Octave, Quinte u. s. w. immer und überall nur durch die Association mit früheren Erfahrungen möglich; aber es ist nicht zu begreifen, wie eine solche Association stattfinden könnte, wenn nicht unmittelbar in der Empfindung eine Maßabschätzung endlicher Tonhöhenunterschiede möglich wäre, ähnlich wie wir ja auch die Lichtintensitäten der Sterne oder anderer Lichteindrücke nach übermerklichen Unterschieden abstufen. Durch die oben angeführten Versuche ist überdies für diese Fähigkeit unseres Gehörs, Tonstufen ohne alle Rücksicht auf das harmonische oder disharmonische Verhältniss der Töne messend vergleichen zu können, der empirische Beweis geführt[2]).

Den Satz, dass das menschliche Ohr nur pendelartige Schwingungen der Luft als einfache Töne empfindet, und dass jede andere periodische Luftbewegung von demselben in eine Reihe pendelartiger Schwingungen zerlegt wird, hat zuerst G. S. OHM aufgestellt und gegenüber SEEBECK, nach welchem die Klangfarbe theilweise wenigstens unmittelbar von der Wellenform abhängig sein sollte, vertheidigt[3]). Indem HELMHOLTZ durch die experimentelle Analyse einer großen Zahl einzelner musikalischer Klänge, namentlich auch der in ihrer Form im allgemeinen sehr complicirten Vocalklänge der menschlichen Stimme, den OHM'schen Satz bestätigte, fand er zugleich, als er zusammengesetztere Klänge durch Synthese relativ einfacher Stimmgabelklänge künstlich erzeugte, dass die Phasenverhältnisse der einzelnen harmonischen Partialtöne keinen Einfluss auf die entstehende Klangfarbe ausübten[4]). Dieses letztere Resultat konnte jedoch R. KOENIG nicht bestätigen, als er mittelst einer von ihm construirten Wellensirene, eines Instrumentes, bei dem zwei in Blech ausgeschnittene Sinus- oder andere Curven in verschiedener Stellung zu einander in rasche Rotation versetzt und angeblasen werden konnten, zusammengesetzte Klänge erzeugte[5]). Es ergab sich dabei, dass die Phasendifferenz von deut-

---

1) Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 285.

2) Ueber einige von C. STUMPF (Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane I, S. 419, II, S. 266 ff.) gegen die LORENZ'schen Versuche vorgebrachten Einwände vgl. Phil. Stud. VI, S. 605 ff., VII, S. 296 ff. MÜNSTERBERG (Beiträge zur exp. Psychologie, 4. H. S. 147 ff.) hat vorgeschlagen, Distanzvergleichungen von Tönen dadurch auszuführen, dass man nicht eine Tonstrecke *ac* in zwei Hälften *ab* und *bc* theilt, sondern zwei durch ein besonderes Intervall *bc* getrennte Strecken *ab* und *cd* mit einander vergleicht. Dieses Verfahren scheint mir aber sehr schwierig, und die Fehlerquellen bei demselben scheinen mir so groß zu sein, dass sich seine Anwendung kaum empfiehlt, wie dies auch die außerordentlich schwankenden Resultate zeigen, die MÜNSTERBERG auf diesem Wege erhielt, und aus denen sich mit Sicherheit wohl nur schließen lässt, dass die angewandte Methode unbrauchbar war. Dagegen fand derselbe, als er nicht dieses Verfahren, sondern ebenfalls die Methode der mittleren Abstufungen anwandte, die LORENZ'schen Ergebnisse bestätigt. Erst bei Tonstrecken, die den Umfang der Doppeloctave überschritten, traten Abweichungen von der Proportionalität mit den Schwingungszahlen ein, indem die obere Distanz relativ größer erschien. Doch wurden dann zugleich die Schätzungen sehr schwankend.

3) G. S. OHM, POGG. Ann. LIX, S. 513, LXII, S. 1 ff. Dazu SEEBECK, ebend. LX, S. 449, LXIII, S. 353, 368 ff.

4) HELMHOLTZ, Tonempfindungen. 4. Aufl. S. 202.

5) R. KOENIG, WIEDEMANN'S Ann. XIV, S. 369 ff. Quelques Expériences d'Acoustique. Paris 1882, p. 222.

lichem Einfluss auf den Charakter des Klangs war, indem dieser bei einer Phasendifferenz von $^1/_4$ und $^3/_4$ schärfer klang, als bei einer solchen von 0 und $^1/_2$. Nimmt man nun an, dass die Schwingungen der resonanzgebenden und den Klang zerlegenden Apparate im Gehörorgan als solche auf die Hörnervenfasern sich fortpflanzen, so ist dieser Einfluss des Phasenunterschieds wohl verständlich, da dann das Verhältniss der im Centralorgan anlangenden Erregungen bei jedem Phasenunterschied wieder ein anderes ist. Dagegen ist mit der von Helmholtz gemachten Annahme, dass mit jeder irgendwie beschaffenen Erregung einer bestimmten Hörnervenfaser vermöge der specifischen Energie derselben auch eine bestimmte Tonempfindung gegeben sei, allerdings die Koenig'sche Erfahrung nicht zu vereinigen. Wenn anderseits Koenig selbst aus diesen und andern Versuchen mit der Wellensirene schließt, dass zwischen jenen Theiltönen eines Klangs, die dadurch erzeugt werden, dass ein Körper mehrere Schwingungsarten ausführt, und zwischen den harmonischen Obertönen, die aus der Zerlegung zusammengesetzter Schwingungen entstehen, ein wesentlicher objectiver Unterschied sei, so scheint mir dieser Schluss nicht gerechtfertigt.

Von dem Klang unterscheidet sich der Zusammenklang im allgemeinen nur durch die gleichmäßigere Stärke der Partialtöne, aus denen er besteht. Hierdurch wird es aber unserm Ohre leichter möglich, denselben in einzelne seiner Bestandtheile zu zerlegen. Während wir den Klang zunächst als eine einheitliche Empfindung gelten lassen, um uns erst bei der genaueren Analyse desselben von seiner complexen Beschaffenheit zu überzeugen, fassen wir den Zusammenklang sogleich als eine zusammengesetzte Empfindung auf. Hierzu trägt auch die weit wechselndere Beschaffenheit der Zusammenklänge das ihrige bei. Der Klang eines Instrumentes z. B. enthält, mit wenig Abweichungen, immer dieselbe Reihe von Obertönen. Dagegen können wir auf einem und demselben mehrstimmigen Instrumente sehr verschiedene Accorde und andere Zusammenklänge hervorbringen. In diesen Verhältnissen liegen nun zwei Erscheinungen begründet, die ausschließlich bei Zusammenklängen vorkommen, und die namentlich bei den musikalischen Wirkungen derselben von großer Wichtigkeit sind. Die erste dieser Erscheinungen besteht in den Combinationstönen, welche dadurch sich bilden, dass zwei Tonwellenzüge von hinreichender Stärke eine dritte Tonbewegung hervorbringen, die der Differenz oder auch der Summe ihrer Schwingungszahlen entspricht. Die zweite besteht in den Schwebungen, die durch die wechselseitige Störung zweier Tonwellenzüge erzeugt werden, und die sich ebenfalls mit Tönen, die in ihrer Höhe den Schwebungen entsprechen, den Stosstönen, verbinden können.

Combinationstöne bilden sich dann, wenn die gleichzeitig erklingenden Töne stark genug sind, dass die Größe der Schwingungen nicht mehr als unendlich klein im Verhältniss zur Größe der schwingen-

den Masse betrachtet werden kann. In diesem Falle ist nämlich das auf S. 446 ausgesprochene Princip der Superposition der Schallwellen, wonach die resultirende Schwingung immer durch einfache Addition ihrer Componenten erhalten wird, nicht mehr strenge richtig, sondern es können durch das Zusammentreffen der Oscillationen in den schwingungsfähigen Theilen des Gehörorgans zwei neue Schwingungsbewegungen neben der ursprünglichen entstehen, von denen die Schwingungszahl der einen der Differenz, die der andern der Summe der Schwingungen der beiden primären Töne entspricht[1]. Je zwei einfache Töne können daher möglicherweise zweierlei Combinationstöne erzeugen: einen Differenzton und einen Summationston. Davon ist der Differenzton der stärkere; der Summationston ist, wenn er überhaupt vorkommt, jedenfalls nur in seltenen Fällen hörbar. Die Differenztöne können sowohl durch die Grundtöne der Klänge wie durch ihre Obertöne erzeugt werden. Aber da ihre Stärke viel geringer als die der primären Töne sein muss, so können im allgemeinen nur die Grundtöne wahrnehmbare Differenztöne hervorbringen. Ferner können die letzteren mit den primären Tönen Combinationstöne bilden. Auf diese Weise entstehen Differenztöne höherer Ordnung, die jedoch in der Regel sehr schwach sind. Ueberhaupt sind die Combinationstöne in vielen Fällen wegen ihrer geringen Intensität nur mittelst Resonanzröhren, die auf sie abgestimmt sind, deutlich wahrzunehmen. Die an sich sehr schwachen Summationstöne können durch Obertöne, die mit ihnen coincidiren, verstärkt werden; überdies existirt, wie G. Appunn bemerkte, bei jedem Zweiklang ein Differenzton zweiter Ordnung, der die gleiche Schwingungszahl wie der Summationston erster Ordnung besitzt. So entspricht z. B. zwei Tönen mit dem Intervall der Quinte 2 : 3 ein Differenzton 1 und ein Summationston 5, der Differenzton zweiter Ordnung, welchen der erste Oberton (6) des höheren Tones mit dem ersten Differenzton 1 bildet, ist aber ebenfalls = 5. Allgemein fällt also, wenn wir die Schwingungszahlen der ursprünglichen Töne mit n und n' bezeichnen, der Summationston derselben mit dem Differenzton $2\,n' - (n - n')$ zuzusammen[2]. Ebenso entsprechen gewisse der unten zu besprechenden »Stoßtöne« in ihrer Tonhöhe den Summationstönen[3]. Hiernach ist es

---

1) Helmholtz, Poggendorff's Annalen, XCIV, S. 497. Lehre von den Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 253, 650 ff.

2) Appunn, dem sich Preyer anschloss, folgerte hieraus, dass die Summationstöne überhaupt nicht existiren, sondern nur Differenztöne zweiter Ordnung seien. (Preyer, Akustische Untersuchungen. S. 12.) Doch hat Preyer neuerdings diese Ansicht zurückgenommen, da er auch bei obertonfreien Stimmgabeln die Summationstöne wahrnahm. (Wiedem. Ann. XXXVIII, S. 131 ff.)

3) R. Koenig, Pogg. Ann. CLVII, S. 217. Expér. d'Acoustique, p. 126. Da es sich übrigens auch bei dieser Ableitung der Summationstöne um die Stoßtöne von Ober-

einigermaßen zweifelhaft geworden, ob hörbare Summationstöne wirklich existiren. Wo im folgenden von Combinationstönen die Rede ist, da werden wir darum auch hierunter im allgemeinen nur die Differenztöne verstehen, die unter jenem Namen am zweckmäßigsten von andern die primären Töne begleitenden Tonbewegungen unterschieden werden.

Von großer Bedeutung für die Wahrnehmbarkeit und die Wirkung der Differenztöne ist das Schwingungsverhältniss der sie erzeugenden primären Töne. Ist dieses Schwingungsverhältniss ein einfaches, so dass die primären Töne ein harmonisches Intervall (Octave, Quinte u. s. w.) mit einander bilden, so wird auch das Schwingungsverhältniss des Combinationstones zu den primären Tönen ein einfaches. So entspricht z. B. der Octave mit dem Schwingungsverhältniss 1 : 2 ein Differenzton 1, der mit dem tieferen der primären Töne zusammenfällt und diesen verstärken kann. Der Quinte mit dem Schwingungsverhältniss 2 : 3 entspricht ein Differenzton 1, der die tiefere Octave des ersten der primären Töne bildet, u. s. w. In diesen und ähnlichen Fällen bringt der Combinationston zusammen mit den primären Tönen eine stetige Empfindung hervor, indem alle diese Töne einen consonanten Zusammenklang bilden. Dies ist anders, wenn die Schwingungszahlen der primären Töne in keinem einfachen Verhältniss stehen. Verhalten sich z. B. die Schwingungen derselben wie 10 : 23, so entsteht ein Differenzton 13, welcher zu den andern Tönen dissonant ist und überdies meistens mit ihnen, namentlich mit dem ersten Schwebungen oder Tonstöße bildet. Es ist zweifelhaft, ob in diesen Fällen noch eine resultirende pendelartige Schwingungsbewegung überhaupt eintreten kann. Jedenfalls aber sind die Combinationstöne solcher unharmonischer Tonverbindungen von den unten zu besprechenden Stoßtönen, die ihnen in der Regel an Intensität überlegen sind, subjectiv nicht zu unterscheiden. Außerdem tritt hier der im allgemeinen schon in Fig. 116 (S. 444) dargestellte Fall ein, dass zwei Schwingungscurven, deren jede regelmäßig ist, sich zu einer unregelmäßig periodischen Bewegung combiniren, die keine stetige Empfindung hervorbringen kann. Es entstehen auf diese Weise die sogleich näher zu betrachtenden Schwebungen der Töne, welche die Dissonanz zu begleiten pflegen.

Schwebungen der Töne oder Tonstöße können zwischen allen Bestandtheilen zweier Klänge, sowohl zwischen den Grundtönen wie den

tönen handelt, so würde die soeben erwähnte Beobachtung Preyer's, wenn sie sich bestätigen sollte, immerhin für gewisse Fälle die Existenz wahrer Summationstöne beweisen. Doch kommt bei der Beurtheilung dieser Versuche in Betracht, dass zur Erzeugung von Summationstönen sehr starke primäre Töne erforderlich werden, bei Erzeugung dieser aber auch bei Stimmgabelklängen kaum Obertöne zu vermeiden sind.

Obertönen derselben, eintreten; außerdem können sich an ihnen die Combinationstöne betheiligen. Es beruhen diese Störungen des Zusammenklangs auf der Interferenz der Schallwellen. Lässt man zwei Töne von gleicher Höhe und Stärke erklingen, so entsteht ein Ton von der doppelten Intensität, falls die Berge und die Thäler beider Wellen zusammenfallen. Nach dem früher (S. 444) angeführten Princip der Addition der Wellen entsteht hierbei ein einziger Wellenzug, dessen Berge und Thäler die doppelte Größe besitzen. Richtet man dagegen den Versuch so ein, dass die Berge der einen Welle auf die Thäler der andern treffen und umgekehrt, so vernichten sich die beiden Bewegungen, und es entsteht gar keine Tonempfindung. Befinden sich die beiden Tonquellen in einiger Entfernung von einander, so beeinflussen sich in der Regel die Schwingungen in solcher Weise, dass der Ton durch die Interferenz verstärkt wird. Dies beruht auf den Gesetzen des Mitschwingens. Da z. B. eine Saite durch das Erklingen des Tones, auf den sie abgestimmt ist, in Mitschwingungen geräth, so passen auch die durch directes Anschlagen derselben erzeugten Schwingungen der Schwingungsphase eines andern Tones von gleicher Höhe sich an. Nur unter besonderen Umständen wird das entgegengesetzte Resultat beobachtet: so z. B. wenn man zwei große Labialpfeifen dicht neben einander von der nämlichen Windlade aus anbläst. In diesem Falle tritt die aus der einen Pfeife ausströmende Luft immer gleichzeitig in die andere Pfeife ein, so dass beide nun in entgegengesetzten Phasen schwingen. In Folge dessen hört man statt des Tones nur noch ein zischendes Geräusch [1]).

Die nämliche Erscheinung, die wir hier während der ganzen Dauer der zusammenklingenden Töne beobachten, können nun auch während eines kleinen Theils dieser Zeit eintreten. Dies geschieht, wenn zwei Töne zusammenklingen, deren Schwingungszahlen sehr wenig von einander verschieden sind. Denken wir uns z. B., zwei Töne differirten um eine Schwingung in der Secunde, und im Beginn des Zusammenklingens seien beide Bewegungen von gleicher Phase, so werden im Anfang der zweiten Secunde wieder gleiche Phasen zusammentreffen, aber im Verlauf der ersten Secunde hat der eine Ton eine ganze, aus Berg und Thal bestehende Schwingung weniger gemacht als der andere: es muss also einmal während dieser Zeit, und zwar nach Verfluss der ersten halben Secunde, ein Berg

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, 4. Aufl. S. 265 ff. An der Doppelsirene von Helmholtz lässt sich derselbe Versuch ausführen, wenn man die beiden auf denselben Ton eingerichteten Scheiben so stellt, dass die Luftstöße der einen in die Zeit zwischen zwei Luftstöße der andern fallen. Aber der Versuch mit den Labialpfeifen ist schlagender, weil die Klänge derselben fast vollkommen den Charakter einfacher Klänge haben, weshalb der Ton hier wirklich verschwindet, während er bei dem von starken Obertönen begleiteten Sirenenklang in die höhere Octave umschlägt.

der einen mit einem Thal der andern Welle zusammentreffen. Hieraus folgt, dass Töne, die um eine Schwingung differiren, einmal in der Secunde, nämlich da, wo gleiche Phasen zusammenkommen, durch Interferenz sich verstärken, und einmal, da wo entgegengesetzte Phasen bestehen, durch Interferenz sich schwächen. Sind die Töne um 2, 3, 4 . . . n Schwingungen verschieden, so treten natürlich 2, 3, 4 . . . n solche Ab- und Zunahmen oder Schwebungen des Tones ein. Mittelst der letzteren lassen sich beim Zusammenklingen der Töne noch außerordentlich geringe Unterschiede der Höhe erkennen. Töne, die wir als absolut gleich empfinden, wenn sie nach einander erklingen, können darum leicht noch an den Schwebungen unterschieden werden. Sind die Schwingungszahlen n_1 und n_2 der Töne, die Schwebungen mit einander bilden, hinreichend verschieden, um deutlich als verschiedene Tonhöhen empfunden zu werden, so ist neben den beiden primären Tönen, falls diese hinreichend stark sind, noch ein dritter Ton hörbar, der zwischen beiden in der Mitte liegt und die stärksten Tonstöße darbietet, eine Erscheinung, die wohl auf eine Miterregung zwischenliegender tonpercipirender Apparate des Gehörorgans bezogen werden kann[1]).

Im allgemeinen sind die durch die Interferenz der Töne entstehenden Schwebungen in der Nähe des Einklangs am deutlichsten unterscheidbar. Sie nehmen dann mit der Zunahme des Intervalls ab und verschwinden, wenn die Intermissionen der Empfindung zu rasch werden. Außerdem bemerkt man aber namentlich bei starken Tönen noch eine zweite Art von Schwebungen, welche um so deutlicher werden, je mehr das Intervall der Töne der Octave sich nähert[2]). Die Zahl dieser oberen Stöße, wie sie zur Unterscheidung von den ersterwähnten als den unteren genannt werden, entspricht der Differenz der Schwingungszahlen des oberen Tones und der Octave des tieferen. Die Schwebungen verschwinden also hier, wenn die Octave erreicht wird, ähnlich wie die unteren beim Einklang aufhören. Ebenso können dann noch Tonstöße entstehen, wenn der höhere Ton von dem zweiten oder einem noch höheren Oberton des tieferen sich entfernt oder sich einem solchen nähert. Auch dann bezeichnet man nach dem Vorgang von R. Koenig die Schwebungen im ersten Fall als untere, im zweiten als obere Tonstöße. Ist die Schwingungszahl des tieferen Tones n_1, die des höhern n_2 und h eine ganze Zahl, so ist demnach die Zahl der unteren Stöße allgemein $= n_2 - hn_1$, die der oberen $= (h + 1)\, n_1 - n_2$. Bei den tiefsten Tönen der musikalischen Scala sind

1) Terquem et Boussinesq, Journ. de Physique, IV, 1875, p. 193. Vgl. auch Stumpf, Tonpsychologie II, S. 480 ff., sowie die Ausführungen von H. Grassmann d. J., bei H. Schwarz, Das Wahrnehmungsproblem. Leipzig 1892, S. 160 ff.

2) R. Koenig, Poggendorff's Annalen, CLVII, S. 181. Wiedemann's Ann. XII, S. 335.

im ganzen Bereich der Octave und bei disharmonischen wie bei harmonischen Intervallen Tonstöße zu hören, indem die unteren allmählich schwächer werdend über die Mitte der Octave hinaufreichen, die oberen ebenso schon etwas unter der Mitte beginnen, so dass in der Gegend der Mitte beide Arten von Schwebungen neben einander zu hören sind. Bei den höheren Tönen, sowie bei größerem Intervall der beiden Töne n_1 und n_2 sind, falls die Töne einfach sind, zuerst nur noch bei disharmonischen Intervallen und schließlich nur noch dann, wenn sich die Töne dem Einklang oder einer Octave nähern, Schwebungen wahrzunehmen. Alle diese Schwebungen müssen, insofern sie bei einfachen Tönen vorkommen, in denen keine Obertöne nachzuweisen sind, ebenso wie die Schwebungen wenig vom Einklang abweichender Töne, aus den Phasenverschiebungen der primären Töne erklärt werden, die dort wie hier abwechselnde Verstärkungen und Schwächungen der Schwebungen erzeugen können[1]. An eine Ableitung dieser Tonstöße aus der Interferenz mit Obertönen kann bei der relativ großen Stärke der Stöße einfacher Stimmgabelklänge nicht wohl gedacht werden. Besitzen die Klänge Obertöne, so müssen aber allerdings die Schwebungen der letzteren die der primären Töne verstärken.

Die störende Wirkung der Schwebungen beruht wahrscheinlich auf der Umwandlung der stetigen Tonempfindung in eine intermittirende. Bei sehr langsamen Schwebungen macht sich daher diese Wirkung noch kaum geltend, und sie wächst mit der Zunahme der Schwebungen bis zu einem Maximum, worauf sie schnell abnimmt und bald ganz schwindet, indem die Schwebungen aufhören wahrnehmbar zu sein. Jenes Maximum der Störung liegt etwa bei 30 Schwebungen in der Secunde. Es bringen dann die Schwebungen zweier Töne, die vom Einklang aus gegen einander verstimmt sind, namentlich in der mittleren Region der musikalischen Scala ein rasselndes, R-ähnliches Geräusch hervor, wobei wegen der großen Schnelligkeit, mit der die Tonstöße auf einander folgen, eine deutliche Auffassung der Tonhöhe nicht mehr möglich ist. Der Klang verliert also hier seinen Charakter als stetige Empfindung und wird unmittelbar zum Geräusch. Ueberschreitet aber die Geschwindigkeit der Schwebungen eine gewisse Grenze, so vermag unser Ohr die einzelnen Stöße nicht mehr auseinander zu halten. So verschwindet bei den tiefsten Tönen der musikalischen Scala schon bei weniger als 30 und bei höheren etwa bei 60 Schwebungen in der Secunde der intermittirende Charakter der Empfindung. Die Angabe, dass wir noch viel zahlreichere Intermissionen zusammenklingender Töne, bis zu 132 in der Secunde und mehr[2], unter-

1) Auch objectiv vermochte R. Koenig bei den Tonstößen von einander entfernter Töne mit sinusartigen Schwingungen die Interferenzwirkungen durch Phasenverschiebung nachzuweisen. (Pogg. Ann. CLVIII, S. 187, Taf. IV.)

2) Helmholtz, Tonempfindungen, 4. Aufl., S. 85. Nach Stumpf (Tonpsychologie II,

scheiden könnten, scheint mir auf einer Verwechslung mit dem störenden dissonanten Eindruck zu beruhen, den nicht verwandte Klänge, wenn sie gleichzeitig ertönen, auf uns machen. Die hörbaren Schwebungen des Zusammenklanges oder Tonstöße sind jedoch von diesem continuirlich andauernden Eindruck der Dissonanz zu unterscheiden. Die Schwebungen können den Eindruck der Dissonanz verstärken, aber es kann Dissonanz ohne wahrnehmbare Schwebungen und sogar ohne Rauhigkeit des Klangs, und es können umgekehrt (wenn ihre Zahl klein ist) Schwebungen ohne Dissonanz bestehen. Davon dass ein Zusammenklang dissonant sein kann, ohne Intermissionen der Empfindung zu zeigen, überzeugt man sich am besten an den einfachen Klängen von Stimmgabeln. In den höheren Lagen der musikalischen Scala ist es leicht, solchen Gabeln, wenn sie vom Einklang aus gegen einander verstimmt werden, allmählich eine Schwingungsdifferenz zu geben, bei der die Interferenzen der Töne so rasch auf einander folgen, dass weder Schwebungen noch auch eine stetige Rauhigkeit des Klangs wahrzunehmen sind. Trotzdem bleibt der Eindruck der Dissonanz bestehen. Ebenso konnten Terquem und Boussinesq, wenn sie von zwei schwachen Tönen, die mit einander Schwebungen bildeten, den einen auf das rechte, den andern auf das linke Ohr einwirken ließen, weder den oben (S. 468) erwähnten Zwischenton noch Schwebungen wahrnehmen; gleichwohl war der Eindruck der Dissonanz stark und unangenehm[1]). Anderseits kann man aber auch Schwebungen zweier Töne erzeugen, an denen keine Dissonanz bemerkt wird. Dies beruht darauf, dass wir Intermissionen zusammenklingender Töne eher bemerken als Unterschiede ihrer Tonhöhe. Zwei Töne können daher Schwebungen bilden, obgleich sie im Einklang zu stehen oder einem harmonischen Intervall anzugehören scheinen. Im allgemeinen achten wir auf Schwebungen dieser Art nicht viel, so lange das Verhältniss der Tonhöhen für die Empfindung ungeändert bleibt. Hierauf beruht die relativ geringe Belästigung, die uns die Stimmung der Instrumente nach gleichschwebender Temperatur verursacht. Denn die Abweichungen derselben von der reinen Stimmung üben meistens auf die Tonhöhe keinen merkbaren Einfluss aus.

Wie einfache Töne Schwebungen bilden, so ist dies auch bei den verschiedenen Partialtönen zusammengesetzter Klänge möglich. Von den einzelnen Bestandtheilen eines Klanges können entweder die Grundtöne Stöße hervorbringen; dann sind diese wegen der überwiegenden Stärke des Grundtons so mächtig, dass die Stöße der Obertöne, die hierbei nie fehlen, dagegen verschwinden. Oder es können die Grundtöne consonant

S. 461 ff.) sollen bei den höchsten Tönen sogar noch über 400 Schwebungen wahrzunehmen sein!

1) Terquem und Boussinesq, Journ. de Phys. IV, 1875, p. 193.

sein, aber die Obertöne mehr oder weniger starke Schwebungen bilden. In solchem Falle ist die Rauhigkeit geringer als im vorigen, und sie richtet sich in ihrer Stärke nach der Intensität der dissonirenden Obertöne, also in der Regel nach der Ordnungszahl derselben, da bei den meisten musikalischen Klängen die Stärke der Obertöne mit der Höhe abnimmt. Endlich können noch die Combinationstöne sowie die unten zu erörternden Stoßtöne mit einander oder mit den primären Tönen Schwebungen bilden. Zu Schwebungen der Obertöne geben gerade solche Klangintervalle leicht Anlass, die sich einem einfachen Verhältniss der Schwingungszahlen annähern, ohne aber dasselbe vollständig zu erreichen. Jenen einfachen Intervallen entsprechen nämlich regelmäßig übereinstimmende Obertöne. So ist z. B. für das Verhältniss Grundton und Quinte ($c : g$) die Duodecime des Grundtons (g') zugleich die Octave der Quinte, also ein coincidirender Oberton beider Klänge. Werden nun die beiden Töne um einige Schwingungen verstimmt, so können die dadurch entstehenden Phasenverschiebungen der Grundtöne unmerklich sein, aber die Obertöne g' sind für beide Klänge nicht mehr identisch, sie müssen daher Schwebungen mit einander bilden, deren Zahl der Anzahl von Schwingungen entspricht, um welche die beiden Grundtöne von einander abweichen. In einem ähnlichen Verhältniss stehen noch weitere Obertöne der beiden Klänge. So findet man z. B. für das Verhältniss Grundton und Quinte, dass außer der Duodecime oder dem dritten Partialton des Grundtons noch der 5te, 7te, 9te u. s. w. mit dem 4ten, 6ten, 8ten u. s. w. der Quinte zusammenfällt. Alle diese Obertöne bilden daher, sobald sie nicht mehr genau coincidiren, Schwebungen. Mehrere neben einander herlaufende Klänge müssen also um so genauer in ihren Grundtönen auf harmonische Intervalle gestimmt sein, je mehr sie von Obertönen begleitet sind[1]).

Eine weitere Erscheinung, durch welche die Zusammenklänge eine verwickeltere Beschaffenheit annehmen, besteht darin, dass die die Schwebungen zusammensetzenden einzelnen Tonstöße den Toncharakter annehmen können, sobald die Zahl der Schwebungen hinreichend groß ist, dass die untere Grenze der Tonempfindungen erreicht wird. So entstehen die von R. Koenig untersuchten Stoßtöne[2]). Sie entsprechen den oben erwähnten unteren und oberen Tonstößen, indem die Höhe des Stoßtones stets durch die Anzahl der Tonstöße gegeben ist. Hiernach unterscheidet man auch untere und obere Stoßtöne, von denen die ersteren die Schwingungs-

1) Ueber die Schwebungen der Obertöne bei verschiedenen Intervallen vgl. Helmholtz a. a. O. S. 299 ff.

2) R. Koenig, Pogg. Ann., CLVII, S. 193 f. Wiedemann's Ann., XII, S. 335, XXXIX, S. 395.

zahlen $n_2 - h n_1$, die letzteren solche $(h+1)\, n_1 - n_2$ besitzen. Der erste untere Stoßton (für $h = 1$) fällt mit dem Differenzton erster Ordnung $n_2 - n_1$ zusammen. Dagegen existiren zu den übrigen Stoßtönen bei einfachen Klängen keine hörbaren Combinationstöne von gleicher Tonhöhe. Nur bei zusammengesetzten Klängen sind Differenztöne von Obertönen oder Differenztöne höherer Ordnung möglich, die den Stoßtönen größerer Intervalle entsprechen. In allen diesen Fällen ist nicht sicher zu entscheiden, ob ein gegebener resultirender Ton ein Differenz- oder ein Stoßton ist. Doch muss man, weil die Combinationstöne vermöge ihrer Entstehungsweise nur eine sehr geringe Stärke besitzen können, überall da, wo solche Töne an Intensität den primären Tönen nahe kommen, jedenfalls die Existenz von Stoßtönen voraussetzen. Außerdem unterscheiden sich Stoßtöne und Combinationstöne dadurch, dass die ersteren unmittelbar aus den Schwebungen der Töne hervorgehen, sobald diese so schnell werden, dass sie bei hinreichender Stärke der Tonbewegungen den Toncharakter annehmen können, daher sie bei dissonanten Intervallen vorzugsweise vorkommen, während die Combinationstöne namentlich bei consonanten Intervallen deutlich gehört werden. Diese Eigenschaften weisen zugleich auf wesentlich verschiedene physikalische und physiologische Entstehungsbedingungen hin. In der That lässt sich der Unterschied beider Töne physikalisch in erster Linie wahrscheinlich darauf zurückführen, dass Differenztöne dann erzeugt werden können, wenn die primären Töne annähernd gleiche Amplitude besitzen, wogegen Stoßtöne sich bilden, wenn die lebendige Kraft der Schwingungen des tieferen Tones die des höheren erheblich übertrifft. Nur im ersten dieser Fälle kann nämlich eine resultirende Schwingungsbewegung aus gleichförmig verlaufenden pendelartigen Schwingungen entstehen, die den Differenzton erzeugt; im zweiten Fall dagegen bilden sich stoßweise Tonverstärkungen, die sich in der Empfindung zu einem der Zahl der Stöße entsprechenden Tone zusammensetzen[1]. Sodann aber scheint es, dass zur Erzeugung einer resultirenden pendelartigen Schwingungsbewegung, wie sie dem Combinationston entspricht, ein einfaches, regelmäßiges Phasenverhältniss der primären Tonwellen, wie es bei den constanten Intervallen besteht, die günstigsten Bedingungen darbietet, während dagegen die Stoßtöne bei dissonanten Zusammenklängen am leichtesten entstehen, da sie unter derselben Bedingung wie die Tonstöße sich bilden, abgesehen davon, dass sie noch bei Schwingungsdifferenzen gehört werden, bei denen Schwebungen nicht mehr wahrnehmbar sind[2].

---

1) W. Voigt, Wiedemann's Ann. XL, S. 652 ff.

2) R. Koenig selbst, dem das Verdienst der Trennung der Stoßtöne von den Differenztönen zukommt, rechnet freilich im allgemeinen auch die bei consonanten Intervallen vorkommenden resultirenden Töne zu den Stoßtönen oder nimmt wenigstens

Dieser Verschiedenheit der physikalischen muss nun nothwendig eine solche der physiologischen Bedingungen entsprechen. Nur bei den Combinationstönen lässt sich annehmen, dass abgestimmte und resonanzgebende Theile des Gehörapparates durch die resultirenden pendelartigen Schwingungen erregt werden. Die Existenz der Stoßtöne dagegen führt zu der Annahme, dass auch andere in regelmäßigen Intervallen geschehende Intermissionen einer Schallbewegung auf den Hörnerven einwirken und durch diesen eine Tonempfindung von einer der Zahl der Intermissionen entsprechenden Höhe vermitteln können.

Intermissionen der Empfindung, welche einen den Schwebungen beim Zusammenklang ähnlichen Eindruck hervorbringen, lassen sich nach dem Vorgange von R. Koenig und A. M. Mayer[1]) auch mittelst eines einzigen Tones erzeugen, wenn man eine Stimmgabel in der in Fig. 123, S. 460 angegebenen Weise vor einem Resonator schwingen lässt, während zugleich zwischen Stimmgabel und Resonator eine mit Löchern versehene Scheibe mit gleichmäßiger Geschwindigkeit rotirt. Leitet man dann einem entfernten Ohr durch einen Kautschukschlauch die durch die Scheibe unterbrochenen Tonwellen zu, so nimmt dieses Ohr Tonstöße wahr, die mit wachsender Geschwindigkeit der Scheibe immer schneller werden und zuletzt in einen continuirlichen Eindruck verschmelzen. Zugleich kann, wie Koenig fand, bei geeigneter Geschwindigkeit ein der Zahl der Stöße entsprechender Intermittenzton entstehen. A. M. Mayer benützte diese Versuchsanordnung, um zu bestimmen, mit welcher Geschwindigkeit bei verschiedenen Tönen die Tonstöße auf einander folgen müssen, damit sie zu einer continuirlichen Empfindung werden. Bei der von Mayer gewählten Anordnung, bei welcher der Durchmesser der Löcher halb so groß war als ihr Abstand, ergaben sich je nach Tonhöhe t und Schwingungszahl n der Töne in zwei an verschiedenen Personen und zu verschiedener Zeit ausgeführten Versuchsreihen (I und II) folgende Werthe (d) für die Zahl der Tonstöße in der Sec., bei der die Empfindung continuirlich wurde. l bezeichnet die Zahl der Wellen, die hierbei auf einen einzelnen Tonstoß kamen.

---

an, dass sie hier mit den Combinationstönen zusammenwirken. Aber da in diesen Fällen bei einer Tonstärke, die trotz der in den tieferen Octaven keineswegs die Grenze der Wahrnehmung überschreitenden Schwingungsdifferenz keine Spur von Schwebungen hören lässt, gleichwohl deutliche Differenztöne wahrgenommen werden, so ist die Auffassung der letzteren als Stoßtöne mindestens zweifelhaft. Nur bei sehr großer Tonstärke bieten auch consonante Intervalle unter geeigneten Bedingungen Schwebungen dar, die jedoch auch in diesem Fall nur schwach sind. Bei solchen Tonstärken wird dann freilich die Mitwirkung eines Stoßtones nicht auszuschließen sein.

1) R. Koenig, Pogg. Ann. CLVII, S. 228. A. M. Mayer, Amer. Journal of sciences, 3, VIII, 1874 p. 241. Phil. Mag. XLIX, p. 352, 428.

t	*n*	*d*		*l*	
		I	II	I	II
c	64	16	25	4	2,5
c	128	26	45	4,9	2,8
c^1	256	47	70	5,4	3,6
g^1	384	60	102	6,4	3,7
c^2	512	78	130	6,5	3,9
e^2	640	90	152	7,1	4,1
g^2	768	109	166	7,0	4,6
c^3	1024	135	180	7,6	5,6

Diese Zahlen geben jedoch nur ein gewisses Maß ab für die relative Größe der Nachdauer der Tonempfindungen je nach der Tonhöhe. Die absolute Größe der Nachdauer kann aus ihnen nicht entnommen werden, da der Eindruck schon dann discontinuirlich erscheinen wird, wenn sich die Maxima der einzelnen Tonstöße zureichend deutlich von einander abheben. Aus der viel längeren Nachdauer der tiefen Töne erklärt sich übrigens die bekannte Thatsache, dass tiefe Töne schon beim Trillern, wo sich selten mehr als 10 Tonstöße in der Secunde folgen, in einander fließen. Auch mit den Beobachtungen über die obere Grenze der Schwebungen lassen diese Versuche keine unmittelbare Vergleichung zu. Denn bei der obigen Versuchsanordnung ist die Verschmelzung der Töne jedenfalls nicht bloß von der Zahl der Tonstöße, sondern auch von der Dauer der Intermissionen abhängig. Mit der Vergrößerung der Zwischenräume zwischen den Löchern wird daher eine größere, mit deren Verkleinerung eine kleinere Zahl von Stößen zur Erzeugung einer continuirlichen Empfindung erforderlich sein. Den bei den Schwebungen obwaltenden Verhältnissen würde man voraussichtlich am meisten sich nähern, wenn die Zwischenräume ebenso groß wie die Durchmesser der Löcher selbst genommen würden, weil dann jedem Vorübergang vor dem Resonator ein dem stetigen Verlauf der Schwebungen entsprechendes An- und Abschwellen des Tones entsprechen muss.

Die Ermittelung der Grenze, wo die Tonstöße, die zwei vom Einklang aus verstimmte Töne hervorbringen, einer stetigen Empfindung Platz machen, setzt selbstverständlich einfache, obertonfreie Klänge und überdies die Anwendung von Tonhöhen voraus, bei denen ein zureichender Spielraum für die Schwebungen bleibt. Bei tieferen Tönen gelangt man schon zu einem consonanten Intervall, ehe die Grenze der deutlich wahrnehmbaren Tonstöße erreicht ist. Bei consonanten Intervallen einfacher Töne verschwinden aber die Schwebungen völlig, und schon bei der Annäherung an dieselben nimmt die Intensität der Stöße beträchtlich ab, ausgenommen bei ungewöhnlich starken Tönen, wo aber immerhin die Tonstöße consonanter Intervalle sehr schwach bleiben. In der Octave von $c^2 = 512$ bis $c^3 = 1024$ Schwingungen lässt sich das Anwachsen der Schwebungen ohne diesen Einfluss verfolgen. Die Feststellung der Grenze, wo hier die Schwebungen aufhören, wird aber nun dadurch erschwert, dass der Zusammenklang zuerst den Charakter einer unbestimmten Rauhigkeit annimmt, um dann allmählich in die reine Dissonanzempfindung überzugehen. Schon die zwischen der Wahrnehmung intermittirender Tonstöße und der reinen Dissonanz stehende Empfindung einer unbestimmten Rauhigkeit erscheint mir übrigens als eine stetig andauernde Empfindung. Ich möchte sie dem Eindruck vergleichen, den auf das Tastorgan eine rauhe Oberfläche dann hervor-

bringt, wenn die Discontinuitäten derselben unter der Unterschiedsschwelle liegen. Hiernach müssen bei dem Zusammenklang solcher vom Einklang aus verstimmter Töne drei Momente als verschiedene Thatsachen der Empfindung auseinander gehalten werden: 1) die reine Dissonanz, bei der die Töne als nicht zusammengehörig aufgefasst, aber stetig und ohne irgend eine Rauhigkeit neben einander gehört werden, 2) die Dissonanz mit gleichmäßig andauernder Rauhigkeit, die ebenfalls den Charakter einer stetigen Empfindung besitzt, und endlich 3) die Dissonanz mit discontinuirlicher Rauhigkeit oder mit wahrnehmbaren Intermissionen der Empfindung[1]). Wird bei abnehmenden Schwebungen der Unterschied der Tonhöhen unmerklich, so geht dann dieses letzte Stadium in die Erscheinung der Schwebungen ohne Dissonanz über. Dieser ganze Verlauf zeigt deutlich, dass Tonstöße und Dissonanz zwar häufig mit einander verbundene, an sich aber verschiedene Erscheinungen sind. Zu dem nämlichen Ergebnisse gelangten, wie oben bemerkt, auf anderem Wege Terquem und Boussinesq, indem sie von zwei dissonirenden Tönen den einen dem rechten, den andern dem linken Ohre zuleiteten. Aus allem diesem ist zu schließen, dass die Erscheinungen der Consonanz und Dissonanz nicht auf unmittelbaren Eigenschaften der einfachen Tonempfindungen beruhen, sondern aus der wechselseitigen Beziehung der letzteren hervorgehen. (Vgl. Cap. XII.)

Die 1740 von Sorge entdeckten und dann von Tartini beschriebenen, nach dem letzteren auch Tartini'sche Töne genannten, Differenztöne wurden früher allgemein nach dem Vorgange von Thomas Young in dem Sinne für subjectiven Ursprungs gehalten, dass man annahm, jede regelmäßige Intermission einer Bewegung werde von dem Hörnerven als Ton empfunden, und es setzten sich daher die Schwebungen, sobald ihre Geschwindigkeit die untere Tongrenze erreiche, zu einem Tone zusammen. Der Erste, der im Gegensatz hierzu eine objective Entstehung der Combinationstöne durch die Bildung resultirender Tonschwingungen annahm, scheint Dove gewesen zu sein, dem Seebeck sich anschloss. Beide stützten sich dabei auf Versuche, bei denen der eine Ton dem rechten, der andere dem linken Ohr zugeleitet wurde, und in denen sich zeigte, dass nur dann Combinationstöne entstanden, wenn durch Luft- oder Kopfknochenleitung beide Luftbewegungen zu einem und demselben Ohre

---

1) In den vorhergegangenen Auflagen dieses Werkes habe ich der üblichen Vermengung der Empfindungen der Dissonanz und der Tonstöße durch die Beschränkung des Begriffs der »Rauhigkeit« auf die wahrnehmbaren Intermissionen des Klangs zu begegnen gesucht. Nach nochmaliger Prüfung der Sache scheint mir aber die Unterscheidung einer stetigen und einer unstetigen Rauhigkeit dem Thatbestande der Empfindungen besser zu entsprechen. Aus dem allmählichen Uebergang dieser verschiedenen Stadien der die Dissonanz begleitenden Interferenzerscheinungen erklärt sich zugleich, wie leicht eine Vermengung dieser Erscheinungen eintreten kann. Uebrigens können auch noch die sich beimengenden resultirenden Töne, zuerst der auf S. 468 erwähnte Zwischenton, dann der Stoßton, bei der Bestimmung der Schwebungsgrenze störend einwirken. Namentlich der erstere kann mit einem der primären Töne Schwebungen bilden, die stärker als die anderen gehört werden. Hierauf beruht es wohl, dass, wenn zwei Töne vom Einklang aus weiter und weiter verstimmt werden, zuweilen trotz zunehmender Schwingungsdifferenz die Schwebungen wieder langsamer zu werden scheinen, und zwar unter Umständen, wo von oberen Tonstößen nicht die Rede sein kann.

gelangen konnten [1]). Hiervon abgesehen steht übrigens der Annahme eines subjectiven Ursprungs der Combinationstöne die Thatsache im Wege, dass sich unter gewissen Bedingungen Combinationstöne objectiv in der äußeren Luftmasse hervorbringen lassen: so z. B. in dem Luftraum einer Doppelsirene oder in dem Windkasten der Physharmonica. Nun sind allerdings in den meisten Fällen, namentlich wenn schwächere Combinationstöne gehört werden, dieselben in dem äußeren Luftraum nicht nachweisbar; es kann dann aber angenommen werden, dass bei der Uebertragung der Schwingungen auf das Ohr in den Theilen des letzteren die resultirenden Schwingungen entstehen. HELMHOLTZ vermuthete diese Theile, wie schon vor ihm SEEBECK, in dem Trommelfell und den Gehörknöchelchen und wies auf die asymmetrische Gestalt des ersteren als auf ein die Entstehung resultirender Schwingungen begünstigendes Moment hin. Dabei leitete er zugleich aus der mathematischen Theorie solcher zusammengesetzter Bewegungen neben den früher allein bekannten Differenztönen die Entstehung von Summationstönen ab [2]). Dagegen glaubte R. KOENIG für die von ihm untersuchten Stoßtöne wegen ihrer abweichenden Entstehungsbedingungen wieder auf die ältere Voraussetzung zurückgehen zu müssen, dass sich Intermissionen des Schalls, sofern sie nur regelmäßig seien, zu einer Tonempfindung zusammensetzen können, und er suchte dies noch dadurch zu erweisen, dass er auf verschiedenen Wegen, z. B. indem er den Ton einer Stimmgabel mittelst einer rasch sich drehenden durchlöcherten Scheibe intermittirend in das Ohr gelangen liess, »Intermittenztöne« herstellte [3]). Während jedoch KOENIG neben dieser Entstehungsweise der Stoß- und Intermittenztöne für die eigentlichen Combinationstöne die HELMHOLTZ'sche Erklärung beibehielt und nur die Hörbarkeit der letzteren gegenüber den von ihm entdeckten Stoßtönen wesentlich einschränkte, betrachteten andere Forscher, zu der früheren Ansicht THOMAS YOUNG's zurückkehrend, die Differenz- und die Intermittenztöne als Töne gleichen Ursprungs, wogegen die Summationstöne wegen ihrer außerordentlich geringen Intensität oder der Möglichkeit, sie als Differenztöne höherer Ordnung oder als Stoßtöne von Obertönen aufzufassen, überhaupt nicht ins Gewicht fielen. Namentlich wurde hierbei geltend gemacht, dass Personen mit völlig mangelndem Trommelfell unter Umständen die Combinationstöne hören [4]), und dass nicht selten, z. B. bei verklingenden Stimmgabelklängen, die Differenztöne die Stärke der primären Töne erreichen können, während sie nach der HELMHOLTZ'schen Theorie immer von viel geringerer Intensität sein müssen [5]). Aber was den ersteren Einwand betrifft, so würde noch festzustellen sein, ob dabei wirklich Combinationstöne und nicht etwa Stoßtöne gehört werden, und außerdem ist es sogar fraglich, ob die allgemeine Ableitung der Combinationstöne aus dem objectiven Zusammenwirken der Schwingungen der primären Töne an die specielle Rolle, die HELMHOLTZ in seiner Theorie dem Trommelfell zuwies, nothwendig gebunden ist. Wo jedoch die Differenztöne den primären gleichkommen oder sie übertreffen, da dürfte es sich, wie aus den Entwicklungen von W. VOIGT hervorgeht, in Wahrheit um Stoßtöne handeln. Nach der von diesem Physiker aufgestellten

1) DOVE, Repertorium der Physik, II, 1839, S. 404. SEEBECK, ebend. VIII, 1849, S. 108.
2) HELMHOLTZ, POGG. Ann. XCIX, S. 497 ff.
3) KOENIG, Quelques expériences d'acoustique. Paris 1882, p. 138 ff.
4) DENNERT, Archiv f. Ohrenheilkunde, XXIV, S. 171 ff.
5) L. HERMANN, PFLÜGER's Archiv, XLIX, S. 499 ff.

Theorie sind nämlich beiderlei Töne insofern ähnlichen Ursprungs, als sie auf objectiven Bedingungen beruhen. Der Unterschied liegt nur darin, dass bei den Combinationstönen, wo die Energie beider Tonbewegungen dieselbe ist, neue Maxima und Minima der Schwingungen entstehen, die mit denen der primären Töne nicht zusammenfallen, während bei den Stoßtönen, wo die Amplitude des höheren Tones viel kleiner ist, als die des tieferen, keine neuen Maxima und Minima sich bilden, sondern nur gewisse, den Tonstößen entsprechende Phasen der Schwingungen des tieferen Tones verstärkt werden. Diese von W. Voigt theoretisch abgeleiteten Bedingungen für die Entstehung von Stoßtönen scheinen sich auch in der Beobachtung zu bestätigen: man hört nämlich diese am deutlichsten entweder bei starken Tönen, wo die Schwingungen des tieferen meist eine größere lebendige Kraft besitzen als die des höheren, oder auch bei verklingenden Stimmgabeltönen, wo das nämliche einzutreten pflegt. In seinen neueren Arbeiten hat übrigens R. Koenig das Gebiet der Stoßtöne auf Kosten der eigentlichen Differenztöne immer weiter ausgedehnt, so dass nunmehr fast alle Differenztöne von ihm als Stoßtöne gedeutet werden. Wo jedoch die Stoßtöne mit primären Differenztönen zusammenfallen und nur eine geringe Intensität besitzen, da ist natürlich die Existenz eigentlicher Differenztöne nicht ausgeschlossen, ebenso wie auch Uebergangsformen zwischen diesen und den Stoßtönen vorkommen können. Doch, wie es sich auch mit dieser Grenzbestimmung verhalten möge, jedenfalls ist mit dem Vorkommen der Stoßtöne die Helmholtz'sche Annahme unvereinbar, dass der Hörnerv nur dann Empfindungen vermitteln könne, wenn er von bestimmten resonanzgebenden Apparaten, z. B. den aliquoten Theilen der Grundmembran aus, in Erregung versetzt werde; denn solche Resonanzapparate werden immer nur in regelmäßige sinusartige Schwingungen gerathen können, die, wenn sie aus dem Zusammenwirken zweier Wellenzüge resultiren, viel schwächer als die der primären Töne sind. Uebrigens hat jene auf die Theorie der specifischen Energien gegründete Annahme auch andern Erscheinungen gegenüber wenig Wahrscheinlichkeit. So dürfte z. B. die unverhältnissmäßige Intensität der durch Kopfknochenleitung wahrgenommenen Töne nur verständlich werden, wenn man eine directe Erregbarkeit der Hörnervenfasern durch Schwingungen annimmt. Da die Enden des Hörnerven in der Schnecke von der Grundmembran oder andern schwingenden Theilen aus ebenfalls höchst wahrscheinlich nur mechanisch erregt werden, so liegt diese Voraussetzung ohnehin nahe. Da jedoch die Tonempfindung, die eine Hörnervenfaser vermittelt, nicht nur von der Zahl der sie in der Zeiteinheit treffenden Impulse, sondern auch davon abhängen wird, ob sie durch einen gegebenen Ton mehr oder weniger leicht angesprochen werden kann, so wird selbst dann, wenn eine diffuse Tonmasse direct auf den Hörnerven einwirkt, bis zu einem gewissen Grade eine Sonderung der Tonempfindungen entstehen können, indem jede Faser durch diejenigen Oscillationen vorzugsweise erregbar ist, die in Folge des Zusammenhangs ihrer Endigungen mit bestimmten resonanzgebenden Theilen der Schnecke ihre gewöhnlichen Erreger sind. Auch die Resonanzhypothese braucht also damit, dass man für gewisse Fälle eine von andern Theilen des Gehörapparates und seiner Umgebung aus stattfindende, von Schall- oder selbst Tonempfindung begleitete Einwirkung auf den Hörnerven annimmt, keineswegs völlig aufgegeben zu werden[1]).

---

1) Vgl. hierzu Cap. VII, S. 348.

Für die hier erörterte Frage der directen Erregbarkeit des Hörnerven durch Schallbewegungen sind die Erscheinungen des binauralen Hörens von Schwebungen und Differenz- oder Stoßtönen, die aber zum Theil noch der genaueren Untersuchung bedürfen, von besonderem Interesse. Bringt man zwei Stimmgabeln von verschiedener Schwingungszahl die eine vor das rechte, die andere vor das linke Ohr, so hört man unter den sonst hierzu geeigneten Bedingungen sowohl Schwebungen wie Differenztöne, wie Dove zuerst beobachtet hat[1]). Gewöhnlich nimmt man an, dass hierbei die Schwingungen entweder durch die Luft oder durch Knochenleitung von einem Ohr zum andern gelangen. Schon Dove erschloss daher aus diesem Versuch, wie oben bemerkt, die objective Natur der Combinationstöne. Jene für die Differenztöne zutreffende Voraussetzung gilt jedoch nach verschiedenen Beobachtungen nicht für die Schwebungen, vielmehr können die letzteren auch dann zu Stande kommen, wenn die Bedingungen solche sind, dass weder durch die Luft noch durch die Kopfknochen eine Leitung der Tonschwingungen von der einen auf die andere Seite stattfinden kann. So beobachteten Cross und Goodwin, dass die Schwingungen zweier Stimmgabeln, die zu schwach waren, um, wenn ihre Stiele zwischen die Zähne gepresst wurden, gehört zu werden, gleichwohl mit einander Schwebungen bildeten, wenn jede mit je einem der in beide Ohren gebrachten Wachspröpfe in Verbindung gebracht wurde. Da durch die Zähne die empfindlichste Knochenleitung des Schalls stattfindet, während der Wachsverschluss des Ohres, wie man sich durch besondere Versuche überzeugen kann, bei sehr schwachen Tönen nur die Einwirkung auf das Trommelfall der gleichen Seite verstärkt, so scheint hierbei eine andere Entstehungsweise der Schwebungen als durch eine centrale Interferenz ausgeschlossen zu sein. Es konnten aber auf diese Weise bis zu 12 Schwebungen in der Secunde wahrgenommen und bei unwissentlichem Verfahren richtig bestimmt werden[2]). Ebenso konnte Scripture, wenn zwei Stimmgabeln von so geringer Amplitude, dass der Ton einer jeden nur für das Ohr der gleichen Seite wahrnehmbar war, binaural einwirkten, Schwebungen wahrnehmen, sobald eine geringe Schwingungsdifferenz vorhanden war[3]). Dagegen wurden niemals in solchen Fällen Differenztöne wahrgenommen. Aus diesen Beobachtungen, die freilich noch der Wiederholung unter sorgfältiger Variirung der Bedingungen, namentlich auch mit Rücksicht auf die Frage bedürfen, bis zu welcher Anzahl die binaural erzeugten Schwebungen wahrnehmbar sind, scheint sich zu ergeben, dass sich auch durch eine Interferenz der Erregungsvorgänge im Centralorgan Schwebungen bilden können, was nur möglich ist, wenn die Erregungsvorgänge selbst von oscillatorischer Art sind. Zugleich scheint es aber, dass derartige binaural entstehende Schwebungen nur unter besonders günstigen Bedingungen (wahrscheinlich bei einer zur periodisch eintretenden völligen Aufhebung der Schwingungen geeigneten Tonstärke und bei geringem Schwingungsunterschied) wahrzunehmen sind, da anderseits Terquem und Boussinesq die Einwirkung stark dissonirender Töne auf je ein Ohr benützen konnten, um Dissonanzen ohne Schwebungen zu beobachten[4]). Auf die oscillatorische Beschaffenheit eines Theils der centralen

1) Dove, a. a. O. und Optische Studien (Fortsetzung). Berlin 1859, S. 50 f.
2) Cross and Goodwin, Proc. of the americ. Acad. Vol. XXVII, 10. Jun. 1891.
3) E. W. Scripture, Phil. Stud. VII, S. 631 ff., VIII, S. 638.
4) Vgl. oben S. 470. Cross und Goodwin geben, wie bemerkt, als höchste von ihnen angewandte Schwingungsdifferenz 12 an. Scripture beschreibt zwei Versuche, in deren

Vorgänge der Tonerregung würde auch eine Beobachtung von THOMPSON bezogen werden können, nach welcher der subjective Nachton eines lauten Klanges mit einem gleichzeitig angegebenen schwachen Ton Schwebungen bildete[1]). Es scheint aber diese Beobachtung nur bei ausnahmsweise großer Empfindlichkeit des Hörcentrums zu glücken. Endlich hat R. EWALD in seinen Vivisectionsversuchen am Ohrlabyrinth gefunden, dass Tauben, bei denen das ganze Labyrinth exstirpirt und der Hörnerv bloßgelegt war, noch auf Schallreize reagirten[2]). Da in diesem Fall die Schallbewegung zu schwach war, um als Tastreiz auf irgend welche Nerven einwirken zu können, und da sie doch bei dem völligen Mangel des Schneckenapparates anders als direct auf den Hörnerven nicht wirken konnte, so werden durch diese Beobachtung zugleich alle die subjectiven Wahrnehmungen unterstützt, welche für eine directe Reizbarkeit des Hörnerven für Schallreize in die Schranken treten, wie die Stoß- und Intermittenztöne und das binaurale Hören von Schwebungen. Hiernach werden wir anzunehmen haben, dass die Schallwellen überhaupt in zweierlei Weise auf den Hörnerven einwirken können: erstens direct, indem sich unter bestimmten Bedingungen, welche die Dazwischenkunft der Apparate des Schneckenlabyrinths ausschließen, die Schallwellen auf den Acusticus übertragen, und zweitens indirect, indem die Schwingungen sich zunächst auf die Resonanzapparate der Schnecke und dann von diesen aus auf den Hörnerven fortpflanzen. Da im zweiten Fall die Einwirkung, welche die Hörnervenfasern erfahren, der ersten darin völlig gleicht, dass es sich auch hier nur um eine mechanische und oscillatorische Reizung handelt, so schließen sich beide Reizungsformen durchaus nicht aus. Der Resonanzapparat der Schnecke ist aber allein geeignet, jene Zerlegung einer Klangmasse in ihre einzelnen Töne zu Stande zu bringen, welche für die analysirende Function des Gehörssinnes so wesentlich ist. Die Resonanzhypothese ist daher mit der Annahme einer directen Erregbarkeit des Hörnerven durch Schallwellen nur so lange unvereinbar, als man an dem Dogma der specifischen Energie festhält. Dagegen wird die directe akustische Reizbarkeit des Nerven fast zu einer nothwendigen Folgerung aus der mechanischen Wirkungsweise des Resonanzapparates, sobald man jenes Dogma aufgibt und die specifische Form des Sinnesreizes allein in den gerade in diesem Fall mechanisch vollkommen verständlichen Uebertragungsapparaten im Sinnesorgan erblickt. Da nun aber jene directe Reizbarkeit des Hörnerven nach der Gesammt-

---

einem die Differenz 5, im andern 35 betrug. Aber nach der Beschreibung des zweiten Versuchs scheint es mir zweifelhaft, ob es sich dabei wirklich um binaural entstandene Schwebungen handelte, da nur das Nichtentstehen eines Differenztones, nicht die eine Leitung zum andern Ohr ausschließende Schwäche des Tones hervorgehoben ist. Der Umstand, dass nachweisbar bei vorwiegender Wirkung eines Tones auf das eine Ohr dennoch durch die Kopfknochen eine Leitung zum andern Ohre stattfinden kann, hat mehrere Beobachter veranlasst, in allen Fällen, wo in der oben angegebenen Weise auf scheinbar binauralem Wege Schwebungen beobachtet werden, gleichwohl eine Entstehung derselben in einem Ohre anzunehmen, so besonders MACH (Archiv f. Ohrenheilkunde, N. F. III, S. 72 ff.) und K. L. SCHAEFER (Zeitschr. f. Psych. und Phys. d. Sinnesorg. II, S. 111 ff. und IV, S. 348 ff.). Aber in mehreren der oben erwähnten Versuche scheint doch die Möglichkeit einer Kopfknochenleitung so bestimmt ausgeschlossen zu sein, dass der allgemeine Nachweis derselben in andern Fällen nicht ausreicht, wenn auch anerkannt werden muss, dass sorgfältige Wiederholungen dieser Versuche bei ihrer großen theoretischen Wichtigkeit in hohem Grade wünschenswerth sind.

1) S. P. THOMPSON, Phil. Mag. (5) XII, p. 315 ff.

2) R. EWALD, Physiolog. Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892, S. 24 ff.

heit der obigen Ergebnisse nicht mehr bestreitbar sein dürfte, so wird man nun auch umgekehrt die physiologischen Verhältnisse am Gehörorgan als einen entscheidenden Gegenbeweis gegen die Annahme der specifischen Energien ansehen müssen[1].

Schon vor der Auffindung dieser empirischen Gegeninstanzen hatte übrigens die Anwendung der Lehre von den specifischen Energien auf den Gehörssinn zu verschiedenen Hypothesenbildungen geführt, die darin übereinstimmen, dass sie die Thatsachen nicht erklären, sondern ihnen überflüssige, wenn nicht in Widerspruch stehende Annahmen hinzufügen. Besondere Verlegenheit pflegte dabei das Bedenken zu bereiten, dass die Fähigkeit eine nahezu unendliche Menge von Tonhöhen zu unterscheiden eine ebenso unendliche Zahl specifisch verschiedener Organe fordern würde. Helmholtz hat sich hier durch die S. 325 erwähnte Annahme geholfen, dass nur gewisse um endliche Strecken entfernte Töne specifischen Endorganen entsprechen, und dass die zwischenliegenden Töne oder vielleicht auch alle Töne eigentlich Mischempfindungen seien. Da nun trotz der Fähigkeit unseres Gehörs Klänge zu analysiren und trotz seiner Eigenschaft zwischen einander naheliegenden Tönen Schwebungen wahrzunehmen, von einer solchen Zusammensetzung der einfachen Töne nichts zu bemerken ist, so verfährt augenscheinlich E. Mach am consequentesten, wenn er alle Tonempfindungen aus nur zwei specifischen Energien ableitet, von denen dann die eine mit dem tiefsten, die andere mit dem höchsten Ton zusammenfallen kann, während die ganze übrige Tonreihe durch Mischung dieser zwei Grundtöne zu Stande kommt[2]. Dass eine ganze Reihe durch die neuere physiologische Akustik festgestellter Erscheinungen, die Stoßtöne, der Einfluss der Phasendifferenz auf die Klangfarbe u. a., mit diesen Vorstellungen über specifische Energie unvereinbar ist, bedarf keiner näheren Nachweisung. Interessant, wenn auch nach keiner Richtung entscheidend für die vorliegende Frage sind die von Stumpf gesammelten Beobachtungen über partielle, theils vorübergehende, theils dauernde Störungen der Tonempfindung bei Musikern. Indem in solchen Fällen zuweilen nur eine bestimmte kleinere Strecke der Tonlinie, z. B. eine Terz, ausfiel, während alle andern Töne empfunden werden konnten, sprechen dieselben für ein Gebundensein einzelner Theile der Tonreihe an bestimmte physiologische Substrate. Doch ist freilich unbekannt, inwieweit es sich in den betreffenden Fällen um peripherische oder um centrale Störungen handelte. Bemerkenswerth ist auch, dass die Töne, für welche partielle Taubheit eingetreten war, noch als klatschende Geräusche empfunden wurden[3].

Für die Theorie der Klangempfindungen bleibt hiernach als der wichtigste Gesichtspunkt der bestehen, dass der Gehörssinn ein analysirender Sinn ist (S. 447): er zerlegt eine Klangmasse in ihre Bestandtheile, die einfachen Töne, und diese bilden eine zwischen der oberen und unteren Tongrenze eingeschlossene stetige Mannigfaltigkeit von einer Dimension. Der

1) Von der 1. Aufl. des vorliegenden Werkes an habe ich die Einrichtungen des Gehörorganes vorzugsweise als solche betrachtet, die gegen die Lehre von den specifischen Energien zu sprechen scheinen. Das Nämliche hat in jüngster Zeit auch H. Schwarz (Das Wahrnehmungsproblem, S. 150, 236 ff.) betont. Die physiologischen Beweise, die oben erwähnt werden, gehören aber freilich zumeist erst der neuesten Zeit an. Vgl. hierzu meine Bemerkungen, Phil. Stud. VIII, S. 641 ff.

2) E. Mach, Beiträge zur Analyse der Empfindungen. Jena 1886, S. 121.

3) Stumpf, Tonpsychologie, S. 411 ff.

stetigen Abstufung der Empfindungen folgt aber zugleich unsere Auffassung der Tonhöhen, indem gleichen absoluten Unterschieden der Schwingungszahlen gleiche absolute Unterschiede der Tonqualität entsprechen, und indem wir in diesem Fall das gleich Verschiedene auch als gleich verschieden auffassen. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied der Auffassung stetig veränderlicher Empfindungsqualitäten von der Auffassung der dem WEBER'schen Gesetze folgenden Empfindungsintensitäten, ein Unterschied, der jedoch mit der psychologischen Interpretation des letzteren Gesetzes vereinbar sein dürfte. Denn in einer Qualitätenreihe hat jede Empfindung an sich einen einer andern Empfindung gleichen Werth, insofern nicht secundäre Momente der Sinneserregung mit in Betracht kommen, während in einer Intensitätenreihe im allgemeinen die schwache Empfindung für die Apperception einen geringeren Werth hat als die starke. Eben deshalb wird nun aber auch die gleiche Aenderung dort von größerer Wirkung sein als hier[1]). Die unmittelbare Abschätzung von Tonhöhen in der Empfindung ist demnach unabhängig von den Bedingungen, welche die Abstufungen der musikalischen Scala bestimmt haben, und welche, weil sie auf der Verbindung der Empfindungen zu zusammengesetzten Vorstellungen beruhen, ebenso wie die Consonanz und Dissonanz und die Bedeutung der Differenz- und Stoßtöne für die Erscheinungen der Harmonie und Disharmonie uns erst im nächsten Abschnitt beschäftigen werden.

Von allen diesen Fragen gehört nur die nach den Ursachen der Abstufung der Töne in das Gebiet der Empfindungslehre. Auch sie ist Gegenstand vieler Speculationen gewesen. Die älteren Theorien identificiren hier unmittelbar die Auffassung von Tonunterschieden überhaupt mit der Auffassung der musikalischen Intervalle. In Anbetracht der regelmäßigen Verhältnisse der Schwingungszahlen bei den harmonischen Intervallen führte man beides auf ein unbewusstes Zählen zurück, für welches einfachere Zahlenverhältnisse leichter aufzufassen seien als complicirtere, und für welches es sich überall nur um eine Schätzung von Verhältnissen, nicht um eine Auffassung absoluter Unterschiede handeln könne. Diese besonders von EULER[2]) vertretene ältere Theorie ist hauptsächlich durch die von HELMHOLTZ aufgestellte Theorie der Klangharmonie, die als das bestimmende Moment für die Entstehung der musikalischen Intervalle die Klangverwandtschaft nachweist, verdrängt worden. In einer Beziehung ist aber auch hier noch eine Nachwirkung jener älteren Auffassung zu bemerken, insofern nämlich HELMHOLTZ ebenfalls Tonabstufung überhaupt und Abstufung nach musikalischen Intervallen für identisch und daher eine nicht von Klangverwandtschaft geleitete Abmessung von Tonunterschieden für unmöglich hält.

---

1) Dass unsere Benennungen hoch und tief für die Töne eine dem Unterschied des stark und schwach analoge Bedeutung nicht besitzen, erhellt schon aus der Thatsache, dass beispielsweise der Chinese unsern hohen Ton als tief und unsern tiefen als hoch bezeichnet.

2) Nova theoria musicae, Cap. II.

4. Lichtempfindungen.

Unsere Lichtempfindungen unterscheiden wir nach drei veränderlichen Bestimmungen: 1) nach der Qualität der Farbe oder dem Farbenton, 2) nach der Sättigung der Farbe oder dem Farbengrad und 3) nach der Lichtintensität oder der Stärke der Empfindung. Unter dem Farbengrad verstehen wir den Grad, in welchem in einer Farbenempfindung die Farbenqualität über die ihr beigemengte farblose Lichtempfindung überwiegt[1]. Wir nennen eine Farbe um so tiefer oder gesättigter, je weniger farbloses Licht (Weiß, Grau oder Schwarz) ihr beigemischt ist; das Weiß selbst nebst seinen Intensitätsabstufungen bis zum Schwarz kann in diesem Sinne als der geringste Grad einer jeden Farbe betrachtet werden. Von den genannten drei Modalitäten der Lichtempfindung ist im allgemeinen die erste, der Farbenton, von der Wellenlänge, die zweite, der Farbengrad, von der Beimengung von Licht anderer Wellenlänge, die dritte, die Lichtstärke, von der Schwingungsamplitude abhängig. Wir wollen diese drei Eigenschaften vorläufig so untersuchen, als wenn sie, ähnlich etwa wie die Höhe und Stärke eines Klangs, völlig unabhängig von einander variirt werden könnten, obgleich dies, wie wir später sehen werden, nicht der Fall ist, da die Lichtstärke die Sättigung und diese wieder die Farbenqualität verändert. Von diesen Einflüssen zunächst absehend, werden wir demnach der Untersuchung der Qualität hier nur die einfachen oder gesättigten Farben zu Grunde legen, das Weiß aber, obgleich es mit demselben Recht wie jede Farbe als eine Empfindungsqualität betrachtet werden kann, soll erst bei der Sättigung zur Sprache kommen, weil es innerhalb der Abstufungen einer Farbe den der vollkommenen Sättigung gegenüberstehenden Grenzfall bildet. Endlich die Intensitätsabstufungen des Weiß werden nebst den Intensitäten der Farben an dritter Stelle betrachtet werden.

Es gibt nur einen einzigen Weg, um einfache Farbenempfindungen in vollständiger Sättigung herzustellen: er besteht in der Zerlegung des gewöhnlichen gemischten oder weißen Lichtes durch Brechung in die einzelnen einfachen Lichtarten von verschiedener Wellenlänge und Brechbarkeit. Lässt man durch einen Spalt im Fensterladen eines verdunkelten Zimmers

1) Aubert (Grundzüge der physiologischen Optik, S. 517) hat zur Bezeichnung der Sättigung einer Farbe das Wort Farbennuance vorgeschlagen. Da aber dieses Wort seit langer Zeit von vielen Autoren im nämlichen Sinne wie Farbenton gebraucht wird, so sei es erlaubt statt dessen den solchen Verwechslungen minder ausgesetzten und vielleicht auch an und für sich bezeichnenderen Ausdruck Farbengrad zu gebrauchen.

einen Sonnenstrahl auf ein dreiseitiges Flintglasprisma fallen, so wird der weiße Strahl in Folge der verschiedenen Brechbarkeit der Lichtarten von verschiedener Wellenlänge, die ihn zusammensetzen, in eine Reihe farbiger Strahlen, ein Spektrum, aufgelöst. Das Licht von der größten Wellenlänge wird am schwächsten, das Licht von der kleinsten am stärksten gebrochen. Jenes empfinden wir roth, dieses violett, und zwischen beiden folgen Orange, Gelb, Grün, Blau [1]), Indigblau stetig auf einander (Fig. 126) [2]). Ein in der Richtung der aus dem Prisma austretenden Strahlen blickendes Auge nimmt diese Farbenreihe unmittelbar als ein subjectives Spektrum wahr. Bringt man dagegen in einiger Entfernung von dem Prisma einen weißen Schirm an, so wird auf dem letzteren ein objectives Spektrum in Form eines farbigen Bandes entworfen. Durch Einschaltung einer achromatischen Sammellinse in die austretenden Strahlen unmittelbar hinter dem Prisma wird die deutliche Sonderung der Theile des Spektrums wesentlich unterstützt. Außerdem lassen sich durch wiederholte Brechung in mehreren hinter einander aufgestellten Prismen die einzelnen Spektralfarben voll-

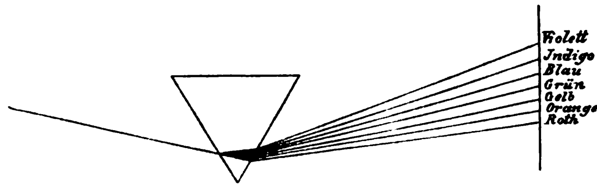


Fig. 126.

1) Für das reine Blau wird häufig der Ausdruck Cyanblau (Cyaneum nach NEWTON) angewandt.

2) Die folgende kleine Tabelle enthält die aus den Interferenzversuchen berechneten Wellenlängen in Milliontheilen eines Millimeter und die entsprechenden Schwingungszahlen in Billionen auf die Secunde. Die FRAUNHOFER'sche Linie, aus deren Umgebung der Farbenton genommen wurde, ist in Klammer beigefügt. Die letzte Columne enthält außerdem die von S. P. LANGLEY (Americ. Journ. of Science XXXVI, p. 359) mittelst der Wärmeabsorption durch Ruß bestimmte relative Schwingungsenergie der einzelnen Strahlen.

		Wellenlänge	Schwingungszahl	Energie
Roth	(*B*)	687,8	450	21,6
Roth	(*C*)	656,4	472	22,1
Gelb	(*D*)	588,8	526	21,6
Grün	(*E*)	526,0	589	19,1
Blau	(*F*)	484,3	640	15,5
Indigblau	(*G*)	429,1	722	9,1
Violett	(*H*)	392,8	790	4,8

Durch Abblendung des übrigen Spektrums lässt sich noch eine kleine Strecke jenseits der dunkeln Linie *L*, welche das gewöhnlich sichtbare Violett begrenzt, eine Farbe erkennen, das Ultraviolett, welches bis zu einer Linie *R* reicht, die einer Wellenlänge von 310,8 (Schwingungszahl 912) entspricht. Das Roth lässt sich unter günstigen Umständen bis zu einer Linie *A* mit der Wellenlänge 761,7 (Schwingungszahl 412, Schwingungsenergie 20,4) erkennen. Im Spektrum des Rubidiumdampfes erscheinen aber noch etwas jenseits von *A* zwei intensiv rothe Linien.

ständiger von einander isoliren. Alle auf anderem Wege, nicht durch Zerlegung des Sonnenlichtes, gewonnenen Farben besitzen keine vollständige Sättigung, so also namentlich auch diejenigen, welche in Folge der Absorption entstehen, die gewisse Strahlen des weißen Lichtes bei der Brechung und Reflexion erfahren. Von farbigen Gläsern oder farbigen Pigmenten kommt daher immer Licht verschiedener Brechbarkeit, wie durch Zerlegung solchen Lichtes mittelst des Prismas sich zeigen lässt [1].

Die einfachen Farben des prismatischen Spektrums bilden eine Reihe stetig in einander übergehender Empfindungen. Die Mannigfaltigkeit der einfachen Farben kann demnach, ähnlich der Tonreihe, durch eine Linie dargestellt werden. Jede qualitativ bestimmte Farbenempfindung bildet einen Punkt dieser Linie, von welchem man stetig durch allmähliche Uebergänge zu jedem beliebigen andern Punkte derselben gelangen kann. Aber die Farbenlinie unterscheidet sich von der Tonlinie zunächst dadurch, dass eine bestimmte, den Abstufungen des äußeren Reizes entsprechende Stufenfolge der Empfindungen nicht nachweisbar ist. Eine Farbenscala, in dem Sinne wie es eine Tonscala gibt, existirt nicht [2]. Sodann zeigen die Farbenempfindungen die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, dass sich die zwei an den beiden Enden des Spektrums stehenden Farben, das Roth und Violett, in ihrer qualitativen Beschaffenheit wieder einander nähern, demnach sich ähnlich verhalten wie zwei im Spektrum benachbarte Farben, z. B. Roth und Orange oder Blau und Indigblau. Die Farben bilden also nicht, wie die Töne, eine Linie, die immer in derselben Richtung fortschreitet, sondern das Ende dieser Linie nähert sich wieder ihrem Anfang. Dies bedeutet offenbar, dass die genannte Linie keine gerade ist, sondern eine irgendwie gekrümmte oder geknickte Form hat. Die Verwandtschaft zwischen den beiden Endfarben des Spektrums tritt am deutlichsten darin zu Tage, dass, wenn man dieselben mischt, eine gesättigte, subjectiv vollkommen einfache Farbe entsteht, welche je nach dem Mengeverhältniss der Componenten alle möglichen Uebergangstöne zwischen Roth und Violett enthält. Diese Farbe ist das Purpur. Dasselbe liegt dem Roth näher, wenn in der Mischung das Roth überwiegt (Karmesinroth), es nähert sich dem Violett, wenn von dieser Farbe mehr in die Mischung eingeht (eigentliches Purpur). Hiernach lässt sich die

---

1) In fast vollständiger spektraler Reinheit lässt sich übrigens nach der von Kirschmann angegebenen Methode durch geeignete Combination farbiger Gelatineplatten, die im durchfallenden Lichte benützt werden, monochromatisches Licht herstellen. (Phil. Stud. VI, S. 543.)

2) Wenn man trotzdem, wie es mehrfach geschehen ist (Newton, Optice lib. I, pars II, Tab. III, Fig. 11. Helmholtz, Physiol. Optik, Taf. IV, Fig. 1), eine Farbenscala entwarf, so stützte man sich daher lediglich auf physikalische Analogien, nicht auf die subjectiven Eigenschaften der Farbenempfindung.

Mannigfaltigkeit der einfachen Farben als eine gekrümmte Linie darstellen, deren Enden in einander übergehen, am einfachsten als eine Kreislinie. Unsere Farbenempfindungen bilden demnach eine in sich zurücklaufende Mannigfaltigkeit. Hiermit hängt ein wesentlicher Unterschied der Farben- von den Tonempfindungen zusammen. Die Farbenlinie lässt sich nicht wie die Tonlinie nach beiden Richtungen ins unendliche fortgesetzt denken, sondern der Umfang der Farbenempfindungen ist ein in sich begrenzter. Ja es scheint, als wenn, falls wir uns die Veränderungen des Violett und des Roth, wie sie gegen die Enden des Spektrums hin stattfinden, weiter fortgeführt denken wollten, dies nur in der Richtung der Farbentöne des Purpur geschehen könnte [1]). Uebrigens ist der Kreis zwar die einfachste Form, die wir für die Farbenlinie voraussetzen können, aber keineswegs die einzige; irgend eine andere gegen ihren Ausgangspunkt zurücklaufende Curve, ja eine geknickte, aus gekrümmten oder geraden Theilen zusammengesetzte Linie, z. B. ein geradliniges Dreieck, würde sie ebenfalls darstellen. Bedingung bei allen diesen Darstellungen bleibt nur, dass die beiden Enden sich wieder nähern und, wenn man die Ergänzung durch Purpur hinzunimmt, in einander übergehen. Die purpurnen Farbentöne sind aber zugleich die einzigen unter allen Mischfarben, denen keine der einfachen Farben des Spektrums gleich ist. Mit der Ergänzung durch Purpur stellt also unsere Farbenlinie alle überhaupt möglichen gesättigten Farbenempfindungen dar.

Will man die Farbenlinie ohne Rücksicht auf die später zu besprechenden Mischungserscheinungen, bloß nach der Abstufung der Empfindung construiren, so ist der Kreis die einfachste Form, weil der Kreis die einfachste in sich zurücklaufende Linie ist. Es bleibt dann aber noch die Ausdehnung, die den einzelnen Farbentönen gegeben werden soll, willkürlich. Sollte hierfür aus der unmittelbaren Empfindung ein Maß genommen werden, so würde, da eine sichere quantitative Vergleichung beliebiger endlicher Farbenintervalle nicht möglich ist, nur übrig bleiben, ähnlich wie bei der Abstufung der Empfindungsintensität, von der Schätzung minimaler Unterschiede auszugehen. Nun herrscht im Gelb die größte Empfindlichkeit für den Wechsel des Farbentons, dann kommt Blau und Blaugrün; im Grün ist dieselbe geringer, und ebenso

1) Die gewöhnlich nicht sichtbaren brechbarsten Strahlen des Spektrums, die aber bei Ausschluss alles andern Lichtes sichtbar gemacht werden können, die übervioletten Strahlen, erscheinen allerdings nicht purpurfarben, sondern bläulicher als das eigentliche Violett. Aber dies ist kein Widerspruch gegen die Annahme eines Zurücklaufens der Farbencurve. Denn jener bläuliche Farbenton wird durch die Fluorescenz der Netzhaut bedingt, welche bei den übervioletten Strahlen im Verhältniss zur Intensität der Empfindung ihre größte Stärke erreicht. Das Fluorescenzlicht ist weißlich, Weiß mit Violett gemischt gibt aber einen bläulichen Farbenton.

nimmt sie gegen das violette und rothe Ende des Spektrums bedeutend ab. Die größte Bogenlänge auf dem Farbenkreis würden daher einerseits das Gelb, anderseits das Blau, die kleinste das Roth und Violett und nach ihnen das Grün einnehmen. Es sind dies die nämlichen Farben, welche, wie wir unten sehen werden, auch bei den Erscheinungen der Farbenmischung eine ausgezeichnete Rolle spielen. In Fig. 127 ist diese Abstufung durch die Breite der einzelnen Sectoren angedeutet. Genauer ergeben sich die Unterschiede aus Versuchen von DOBROWOLSKY, in denen zwei über einander entworfene Spektren so lange gegen einander verschoben wurden, bis an der Stelle der zu beobachtenden Farbe ein Unterschied eben merklich war. Dieses Verfahren ergab folgende Zahlen als Werthe der relativen Unterschiedsempfindlichkeit für die Wellenlängen in den einzelnen Theilen des Spektrums:

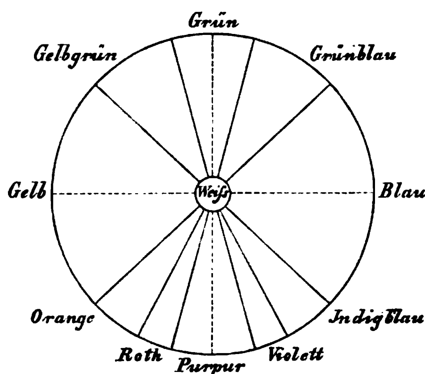


Fig. 127.

Im Roth (Linie *B*—*C*)	Orange (*C*—*D*)	Gelb (*D*)	Gelbgrün (*D*—*E*)
1/115—1/167	1/331	1/772	1/246
Grün (*E*)	Grünblau (*E*—*F*)	Blau (*F*)	Indigblau (*G*)	Violett (*G*—*H*) [1]
1/340	1/615	1/740	1/272	1/146

1) DOBROWOLSKY, Archiv f. Ophthalmologie, XVIII, 1. S. 66. Durchgängig kleiner sind die Zahlen, welche früher MANDELSTAMM erhielt, ebend. XIII, 2. S. 399. Uebrigens ist der Einfluss, welchen die Lichtstärke ausübt, wahrscheinlich in diesen Untersuchungen nicht zureichend berücksichtigt. Dass derselbe im Anfang des Spektrums (etwa bis zur Linie *C*) wahrscheinlich allein die Unterscheidung bestimmt, fanden KÖNIG und DIETERICI in Versuchen, die sie nach der Methode der mittleren Fehler ausführten. Hierbei wurden ebenfalls einander entsprechende Stellen zweier Spektren verglichen, aber die Einstellung so vorgenommen, dass die zu untersuchende Farbe des Vergleichsspektrums derjenigen des Normalspektrums subjectiv gleichgemacht und dann der begangene Fehler bestimmt wurde. Die folgende kleine Tabelle gibt eine Uebersicht der Resultate der beiden Beobachter (*K* und *D*). Die Wellenlängen sind, ebenso wie die mittleren Fehler, in Milliontheilen eines Millimeter angegeben.

Wellenlängen	Mittlerer Fehler einer Einstellung *K*	*D*	Wellenlängen	Mittlerer Fehler einer Einstellung *K*	*D*
640 (Roth)	1,28	1,82	520 (Grün)	0,59	0,51
610 (Orange)	0,56	0,78	500 (Grünblau)	0,23 (0,41)	0,28 (0,29)
580 (Gelb)	0,27	0,36	480 (Blau)	0,28 (0,33)	0,26 (0,23)
540 (Gelbgrün)	0,68	0,64	450 (-)	0,44 (0,82)	0,40 (0,57)
			430 (Indigblau	1,06 (0,69)	0,56 (0,56)

Die in diesen Zahlen ausgedrückte Beziehung lässt sich hiernach in folgender Weise schematisch zur Darstellung bringen. Man denke sich die Bogenstücke des Farbenkreises, durch welche die Unterschiedsempfindlichkeit gemessen wird, in senkrechte Ordinaten verwandelt und auf eine Abscissenlinie aufgetragen, auf welcher die Farben nach ihrer Brechbarkeit geordnet sind. Man erhält so eine Curve, die sich beim Roth erhebt, beim Gelb ihr erstes Maximum erreicht, dann im Grün zu einem relativen Minimum fällt, im Blau zu einem zweiten Maximum steigt und endlich im Violett wieder sinkt (Fig. 128). Die drei niedrigsten Punkte dieser Curve entsprechen der Anfangs- und Endfarbe sowie der mittleren Farbe des Spektrums.

Einzelne der einfachen Farben werden in der Sprache durch ältere und ursprünglichere Bezeichnungen unterschieden als die übrigen. Sie sind Hauptfarben (auch Principalfarben) genannt worden, während man ihnen die andern als Uebergangsfarben gegenüberstellt. Als solche Hauptfarben treten deutlich durch ihre charakteristischen Namen Roth, Gelb, Grün und Blau uns entgegen. Da die Uebergangsfarben zwischen je zwei Hauptfarben liegen, so ist es selbstverständlich, dass sie jeder derselben verwandter sind, als diese unter sich, und dass sie daher auch in der Empfindung als Zwischenstufen aufgefasst werden. Auch dies hat in den sprachlichen Bezeichnungen, wie Violett (Veilchenblau), Orangegelb, Gelbgrün u. s. w., seinen Ausdruck gefunden. Hieraus darf aber offenbar noch nicht geschlossen werden, dass in unserer unmittelbaren Empfindung die Hauptfarben einen von den Uebergangsfarben specifisch verschiedenen Charakter besitzen, sondern da die Hauptfarben, wie die Geschichte der Sprache wahrscheinlich macht, von gewissen ausgezeichneten Objecten, wie z. B. das Grün von dem grünen Pflanzenfarbstoff, das Roth von dem

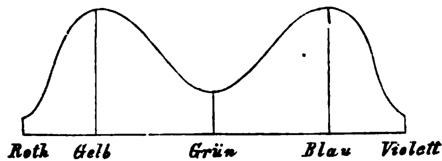


Fig. 128.

Die Größe des mittleren Fehlers ist hier der Unterschiedsempfindlichkeit reciprok. Demgemäß zeigt auch diese Tabelle Minima der U.-E. im Roth, Grün und Violett, Maxima im Gelb und Blau. Zugleich ergaben sich jedoch bei den kürzeren Wellenlängen ziemlich bedeutende Abweichungen bei schwacher und starker Beleuchtung. Die Zahlen für starke Lichtintensität sind oben in Klammern beigefügt. (Wiedemann's Ann., XXII, S. 529. Archiv f. Ophthalmol. XXX, 2, S. 171 ff.) Wesentlich übereinstimmende Resultate erhielt Uhthoff (Arch. f. Ophth. XXXIV, 4, S. 1 ff.) nach der Methode der ebenmerklichen Unterschiede sowie A. König in späteren Beobachtungen (Ztschr. f. Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane III, S. 105). Im Unterschiede von den Resultaten Dobrowolsky's war in allen diesen Versuchen das zweite Maximum der Empfindlichkeit (bei *F*) etwas größer als das erste (bei *D*) und mehr gegen Grünblau verschoben. Ein von Uhthoff u. A. beobachtetes drittes Maximum im Violett rührt, wie König fand, nur von Helligkeitsunterschieden her.

Blutroth, ihre frühen Namen erhalten haben, so scheinen vielmehr bestimmte Sinneseindrücke die Wahl der Hauptfarben veranlasst zu haben, worauf dann von selbst den übrig bleibenden die Stellung von Uebergangsfarben zufallen musste. Neben den genannten dürfte hierbei noch dem Blau des Himmels und dem durch den Contrast zum blauen Himmel entstehenden Gelb der Gestirne eine bestimmende Rolle zugefallen sein. Nur der Umstand, dass es gerade vier Hauptfarben gibt, mag vielleicht in der subjectiven Natur der Empfindung eine gewisse Grundlage haben, da je zwei benachbarte Hauptfarben einander nahe genug sein müssen, damit bei allen zwischenliegenden Farben eine Verwandtschaft mit beiden merklich werde. Wenn wir die Farbenreihe als eine in sich zurücklaufende Curve betrachten, bei der man von unmerklichen zu merklichen und dann zu immer mehr übermerklichen Unterschieden übergeht, so lässt es sich im allgemeinen begreifen, dass es für jeden Punkt derselben einen andern geben müsse, der einer Empfindung von der größtmöglichen qualitativen Verschiedenheit entspricht. Bei der oben angedeuteten Ausmessung der Bogenlängen des Farbenkreises nach Graden der Unterschiedsempfindlichkeit sind aber, wenn man sich die Ergänzung durch Purpur hinzudenkt[1]), als Punkte der größten Farbendifferenz offenbar solche zu betrachten, welche von den Enden je eines Kreisdurchmessers berührt werden, und die vier Hauptfarben erhält man, wenn zuerst das zwischen den Enden des Spektrums gelegene Purpur mit der ihm gegenüberliegenden mittleren Spektralfarbe Grün durch einen Durchmesser verbunden und außerdem der hierauf senkrechte Durchmesser gezogen wird: der letztere trifft dann die zwei weiteren Hauptfarben Gelb und Blau (Fig. 127). Das Purpur statt des Roth zu wählen, dürfte deshalb gerechtfertigt sein, weil es die gleich ausgeprägte Differenz zu den drei andern Hauptfarben zeigt, während mit demselben die Anfangs- und die Endfarbe des Spektrums in gleichem Maße verwandt erscheinen. Ist eine Hauptfarbe bestimmt, so sind dann die drei andern von selbst als diejenigen gegeben, die auf dem nach Einheiten der Unterschiedsempfindlichkeit construirten Farbenkreis um je 90° von einander entfernt sind.

Der Farbengrad besteht in jener Eigenthümlichkeit der Lichtempfindung, welche durch die mehr oder weniger bedeutende Beimengung der farblosen Empfindung zu einer reinen Farbenempfindung bedingt wird. Das Weiß lässt sich als der geringste Grad jeder möglichen Farbenempfindung betrachten, und als gleichbedeutend mit Weiß müssen

---

1) Um für das Purpur die entsprechenden Werthe der Unterschiedsempfindlichkeit zu gewinnen, könnte man die minimalen Mischungsänderungen von Roth und Violett als Maße der Unterschiedsempfindlichkeit benutzen; es liegen jedoch hierüber noch keine Versuche vor.

in dieser Beziehung dessen verschiedene Intensitätsabstufungen, Grau und Schwarz, gelten. Der Begriff einer gesättigten Farbe hat übrigens durchaus nur eine subjective Bedeutung, und die Empfindung des Farbengrades ist daher in hohem Grade von unserer wechselnden Empfindlichkeit abhängig. Ist z. B. das Auge für Licht von einer gewissen Farbe abgestumpft, so kann uns eine geringe Beimengung derselben entgehen: es kann also ein etwas gefärbtes Licht vollkommen weiß erscheinen. Auf der andern Seite besitzen die Empfindungen, welche die reinen Spektralfarben im unermüdeten Auge erzeugen, nicht die größte Sättigung, welche einer Farbe überhaupt zukommen kann. Ist z. B. das Auge für grünes Licht ermüdet, so erscheint das spektrale Roth in den ersten Augenblicken der Betrachtung gesättigter, als es gewöhnlich vom unermüdeten Auge gesehen wird. Der Begriff einer absolut gesättigten Farbe ist also ein Grenzbegriff, dem sich unsere realen Empfindungen immer nur mehr oder weniger annähern können. Wenn wir die reinen Spektralfarben, wie sie dem unermüdeten Auge erscheinen, zum Maß gesättigter Farbenempfindungen nehmen, so hat dies nur die Bedeutung, dass sie unter unsern wirklichen Empfindungen in der That im allgemeinen die höchsten Farbengrade darstellen. Weiß, Grau oder Schwarz aber nennen wir alle jene Empfindungen, in denen keine farbige Beimengung mehr wahrnehmbar ist.

Die gewöhnliche Ursache, durch welche aus gesättigten Empfindungen solche von geringerem Sättigungsgrade entstehen, ist die Mischung gesättigter Farben. Es ist dies zugleich der einzige Weg, auf welchem, wenn die Empfindlichkeit der Netzhaut ungeändert bleibt, der Farbengrad ohne gleichzeitige Aenderung der Lichtstärke geändert werden kann, der einzige also, der hier zunächst in Frage kommt, da uns der Einfluss der Lichtstärke auf die Qualität der Farbenempfindung erst später beschäftigen soll.

Eine Mischung gesättigter oder nahehin gesättigter Farben lässt sich nach verschiedenen Methoden bewerkstelligen. Man kann entweder direct Spektralfarben mischen, indem man die einzelnen Strahlen des prismatischen Spektrums wieder durch Brechung vereinigt, oder man kann das von Pigmenten reflectirte Licht mischen, wobei freilich die in die Mischung eingehenden Componenten niemals die Sättigung der Spektralfarben besitzen. Statt der directen Mischung der Aetherwellen lassen sich aber auch die Empfindungen mischen, indem man mittelst des Farbenkreisels in sehr rascher Zeitfolge auf eine und dieselbe Stelle der Netzhaut verschiedenartige Eindrücke einwirken lässt. Nach allen diesen Methoden findet man, dass die Mischung aller Spektralfarben in dem Intensitätsverhältniss, wie sie das Sonnenspektrum darbietet, Weiß erzeugt, eine Thatsache, welche den aus der Zerlegung des gemischten Sonnenlichtes in die einzelnen

Spektralfarben folgenden Schluss bestätigt. Man findet aber ferner, dass derselbe Erfolg durch eine geringere Anzahl, ja bei geeigneter Wahl durch zwei einfache Farben bereits herbeigeführt werden kann. Zwei Farben, die qualitativ einander nahe stehen, geben nämlich gemischt einen Farbenton, der auch im Farbenkreis zwischen ihnen gelegen ist; dieser nimmt, wenn die Farben weiter aus einander rücken, allmählich eine weißliche Beschaffenheit an, und bei einem bestimmten Unterschiede der Mischfarben geht, wenn dieselben in den geeigneten Intensitätsverhältnissen zusammenwirken, die resultirende Farbe in Weiß über. Wählt man die Distanz noch größer, so entsteht dann wieder eine Farbe, diese liegt aber im Spektrum nicht mehr in der Mitte zwischen den beiden Mischfarben, sondern zwischen der zweiten (brechbareren) Farbe und dem Ende des Spektrums, oder sie ist, wenn die Enden des Spektrums selber gemischt werden, Purpur. Jene Farben nun, welche in den geeigneten Intensitätsverhältnissen mit einander gemischt Weiß geben, nennt man Ergänzungsfarben (Complementärfarben). Auf diese Weise findet man, dass

Roth und Grünblau,
Orange und Blau,
Gelb und Indigblau,
Grüngelb und Violett,
Grün und Purpur

einander complementär sind. Aus dieser Zusammenstellung folgt nach dem obigen von selbst, dass Roth mit einer vor Grünblau gelegenen Farbe, z. B. Grün, gemischt, je nachdem Roth oder Grün mehr überwiegt, successiv Orange, Gelb, Gelbgrün gibt, dass dagegen Roth mit Blau gemischt Indigblau, Violett oder Purpur hervorbringt, und ähnlich bei den übrigen Farben. Aus diesen Thatsachen lassen sich nun sogleich Bedingungen entwickeln, durch welche die Gestalt der Farbenlinie, statt wie oben nach der Abstufung der Farbenempfindung, vielmehr nach dem gegenseitigen Verhalten der einzelnen einfachen Farben bei Mischungen näher bestimmt wird. Man kann z. B. die Farbenlinie so construiren, dass je zwei Complementärfarben durch eine gerade Linie von constanter Länge verbunden werden: dann wird sie wieder zu einem Kreise; in diesem entsprechen aber den einzelnen Farbentönen andere Bogenlängen, als wenn man, wie oben, die Unterschiedsempfindlichkeit zum Maße nimmt. Sucht man ferner dem Mischungsgesetz der Spektralfarben einen quantitativen Ausdruck in der Farbencurve zu geben, so kann dies folgendermaßen geschehen. Man stellt die Bedingung, dass, wie im Farbenkreis, alle zwischen je zwei Complementärfarben gezogenen Geraden in einem einzigen

Punkte sich schneiden, dagegen sollen diese Geraden nicht mehr einander gleich, sondern so bestimmt sein, dass die Entfernung je einer Complementärfarbe vom Durchschnittspunkt umgekehrt proportional ist der Intensität, in welcher sie, spektrale Sättigung vorausgesetzt, angewandt werden muss, um Weiß zu erzeugen; oder mit andern Worten: die Theile der Geraden, welche zu beiden Seiten des Durchschnittspunktes liegen, sollen der complementären Wirksamkeit der entsprechenden Spektralfarben direct proportional sein. Unter dieser Bedingung erhält man die in Fig. 129 dargestellte Curve *R G V*. Die Lücke zwischen *R* und *V* kann man sich durch das unter den Spektralfarben fehlende Purpur, das objectiv nur

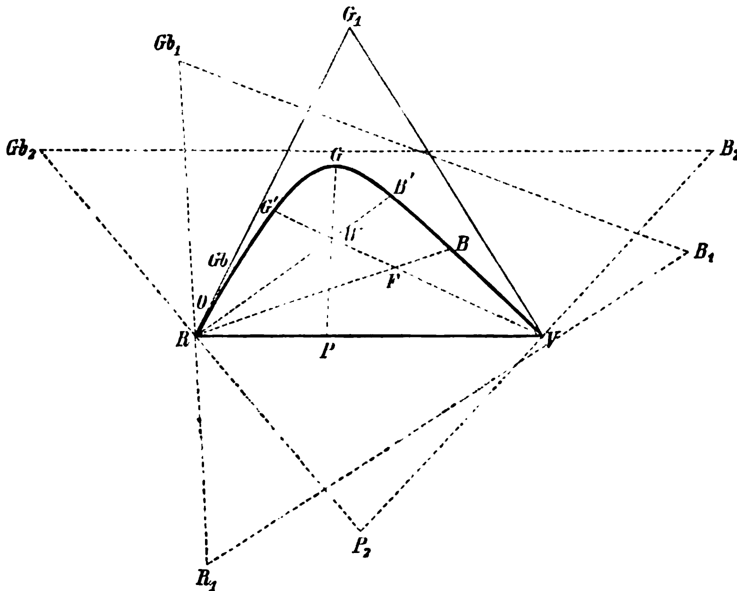


Fig. 129.

durch Mischung von Roth und Violett erzeugt werden kann, ausgefüllt denken. Werden die gesättigten Farbentöne des Purpur (*P*), was freilich an sich willkürlich ist, auf einer geraden Linie liegend gedacht, so entsteht wiederum eine geschlossene Figur, welche alle Farbentöne und Farbengrade enthält, diesmal aber in ihrer Form einem Dreieck sich nähert. *W* ist der Durchschnittspunkt aller Geraden, die je zwei Complementärfarben verbinden. Diese werden sämmtlich durch den Punkt *W* so getheilt, dass z. B. $V \cdot VW = G' \cdot G'W$ ist, wenn *V* die Intensität des Violett, *G'* die des complementären Gelbgrün bedeutet, während *VW* und *G'W* die geradlinigen Entfernungen der Punkte *V* und *G'* der Farbencurve von *W*

bezeichnen. Man kann sich, wie dies schon Newton[1]) beim Farbenkreis gethan hat, die in *W* zusammenlaufenden Linien als Hebelarme vorstellen, an welchen die einzelnen Farben als Gewichte wirken: dann bedeutet *W* den Schwerpunkt des Farbensystems, und die Bedingung für die Wahl complementärer Farbenintensitäten ist, dass diese als Kräfte betrachtet mit einander im Gleichgewicht stehen müssen.

Durch die hier gewählte Form der Curve wird noch eine weitere Thatsache ausgedrückt, die bei der Farbenmischung zur Geltung kommt. Mengt man nämlich zwei Spektralfarben, die nahe bei einander und zugleich nahe dem einen oder andern Ende des Spektrums liegen, so hat die resultirende Mischfarbe nahezu spektrale Sättigung. Spektrales Roth und Gelb ($R + Gb$) gemischt geben also ein gesättigtes Orange (O), ebenso spektrales Violett und Blau ($V + B$) ein nahezu spektrales Indigblau, Dies ist aber nicht mehr der Fall bei den Farben, die sich mehr der Mitte des Spektrums, dem Grün, nähern. Hier entsteht durch die Mischung nahestehender Farben immer ein minder gesättigter, also weißlicherer Farbenton, als ihn die zwischenliegende Spektralfarbe besitzt. Demgemäß verläuft die Curve einerseits vom Roth bis zum Gelbgrün (R bis G'), anderseits vom Violett bis zum Blaugrün (V bis B') annähernd geradlinig, in der Gegend des Grün aber ist sie gebogen. Wollte man aus den drei Farben Roth, Grün und Violett alle Farben in vollkommen spektraler Sättigung hervorbringen, so müsste man also mindestens eine dieser Mischfarben, nämlich das Grün, gesättigter nehmen, als sie im Spektrum vorkommt. Dann würden sich alle so entstehenden Farben auf einem geradlinigen Dreieck $R G_1 V$ anordnen lassen. Die Seiten dieses Dreiecks enthalten daher ein imaginäres (in unserer Empfindung abgesehen von den Endfarben R und V nicht existirendes) Farbensystem, während die realen Farben des Spektrums auf der innerhalb dieses Dreiecks liegenden Curve $R G V$ angeordnet sind.

Auf diese Weise führen die Modificationen, welche der Farbencurve gegeben werden können, um das Verhalten der Farben in Mischungen auszudrücken, unmittelbar zur Ergänzung derselben durch die gleichzeitige Darstellung der möglichen Sättigungsgrade. Bleiben wir beim Farbenkreis stehen, so lässt sich der Mittelpunkt desselben, in welchem sich alle je zwei Complementärfarben verbindende Durchmesser schneiden, als der Ort des Weiß betrachten (Fig. 127). Die verschiedenen Sättigungsstufen einer Farbe liegen dann sämmtlich auf dem Halbmesser, welcher die der gesättigten Farbe entsprechende Stelle der Peripherie mit dem Mittelpunkte verbindet. Denkt man sich den ganzen Kreis in einzelne Ringe getheilt,

1) Optice lib. I, pars II, prop. VI.

so enthalten diese von außen nach innen immer weißlichere Farbengrade, innerhalb jedes Ringes findet aber ein ebenso stetiger Uebergang der Farbentöne in einander statt wie bei den die Peripherie einnehmenden gesättigten Farben. Man hat also zweierlei stetige Uebergänge: einen in der Richtung des Halbmessers von den gesättigten zu den minder gesättigten Farbengraden, und einen zweiten in der Richtung der Winkelbogen von einem Farbenton zum andern. Je kleiner der auf denselben Winkelgrad fallende Bogen wird, d. h. je mehr man sich dem Mittelpunkt nähert, um so kleiner werden die Unterschiede der Farbentöne, bis sie endlich im Mittelpunkt ganz aufhören, denn hier stellt das Weiß für alle Farben zugleich das Minimum der Sättigung dar. Wie demnach die Farbentöne für sich genommen ein Continuum von einer, so bilden sie im Verein mit den Farbengraden betrachtet ein Continuum von zwei Dimensionen, und wie die Kreislinie die Farbentöne, so stellt die Kreisfläche sie und die Farbengrade in der einfachsten Form dar. Auch hier reicht jedoch die Kreisfläche nicht aus, wenn die dargestellte Form zugleich die quantitative Seite des Mischungsgesetzes ausdrücken soll, sondern dann wird das Farbensystem durch die von der Curve in Fig. 129 umgrenzte Fläche versinnlicht. Der Schwerpunkt W ist hier der Ort des Weiß, und auf den Geraden, die von der Peripherie der Curve nach dem Punkte W gezogen werden, liegen die weißlichen Farbengrade. Die so gewonnene Farbenfläche hat dann nicht bloß für die Mischung der Complementärfarben zu Weiß, sondern überhaupt für die Entstehung beliebiger Mischfarben aus einfachen Farben ihre Bedeutung. Die an der Stelle F gelegene Farbe z. B. wird durch Mischung zweier Farben R und B erhalten, deren Intensitätsverhältniss durch die Gleichung $R \cdot RF = B \cdot BF$ gegeben ist; die nämliche Farbe kann aber noch aus andern Farben, deren Verbindungslinien sich in F schneiden, gewonnen werden, z. B. aus V und G', wobei wieder $V \cdot VF = G' \cdot G'F$ sein muss. Hierin liegt auch der Grund, dass, wie oben bemerkt, die einfache Farbenlinie geradlinig bleiben muss, so lange die aus der Mischung zweier Spektralfarben hervorgehende mittlere Farbe eine spektrale Sättigung besitzt. Denn in diesem Fall muss eben die gerade Verbindungslinie der gemischten Farben mit der Farbenlinie selbst zusammenfallen, während sie, wo die Mischfarbe weißlich ist, nach einwärts von der Farbenlinie gegen die weiße Mitte zu liegt. Dies kann aber nur eintreten, wenn die Farbenlinie einen gekrümmten Verlauf hat. Letzteres ist daher wegen der weißlichen Beschaffenheit der Mischfarbe bei allen etwas entfernter von einander gelegenen Spektralfarben vorauszusetzen. Nur die dem Purpur entsprechende Verbindungslinie ist als eine Gerade anzusehen, denn die Mischung von spektralem Roth und Violett erzeugt niemals weißliche Farbentöne, was freilich wiederum seinen

Grund darin hat, dass das Purpur objectiv überhaupt nur durch diese Mischung erzeugt werden kann.

Aus den Erscheinungen der Farbenmischung geht hervor, dass zur Erzeugung aller möglichen Farbenempfindungen keineswegs alle möglichen Arten objectiven Lichtes erforderlich sind, sondern dass hierzu eine beschränktere Zahl von Farbentönen genügt. Diejenigen Farben, welche durch Mischung in wechselnden Mengeverhältnissen alle Farbenempfindungen sowie die Empfindung Weiß hervorbringen können, hat man die Grundfarben genannt. Sowohl aus der Betrachtung der Complementärfarbenpaare wie aus der Gestalt der nach den Mischungserscheinungen construirten Farbentafel erhellt, dass mindestens drei solche Grundfarben nöthig sind. Alle zwischen Roth und Grün gelegenen Farben kann man nämlich, wenn auch in etwas verminderter Sättigung, durch Mischung von Roth und Grün, ebenso alle zwischen Violett und Grün gelegenen durch Mischung von Violett und Grün erhalten, während Roth und Violett zusammen Purpur geben. Purpur und Grün sind aber Complementärfarben, geben also zusammen Weiß. Demnach kann man aus Roth, Grün und Violett das Weiß, die sämmtlichen Farbentöne und das Purpur mit ihren Uebergängen zu Weiß gewinnen. Das nämliche erhellt aus der Betrachtung der idealen Farbentafel $R G_1 V$ in Fig. 129, in der die Lage der Farben des Spektrums auf den zwei einen Winkel bildenden Seiten des Dreiecks andeutet, dass die Mischung je einer Endfarbe des Spektrums mit jener mittleren Farbe, welche die Stelle des Winkels einnimmt, die im Spektrum zwischenliegenden Farbentöne erzeugt. Jene winkelständige Farbe selbst, das Grün, ist aber zu Purpur, der Mischung der beiden endständigen Farben, complementär: auch diese Construction führt also auf Roth, Grün und Violett als Grundfarben. Hierbei weist jedoch der Umstand, dass die gesättigten Farben des Spektrums nicht auf den Seiten $R G_1$ und $V G_1$, sondern auf der von diesen Seiten umschlossenen gekrümmten Linie $R G V$ liegen, dass also der ganze außerhalb $R G V$ gelegene Theil des Dreiecks eine bloß imaginäre Bedeutung besitzt, auf eine Willkürlichkeit dieser Construction und also auch der Ableitung aller Lichtarten aus drei Grundfarben hin. In der That, nimmt man, wie es schon bei den drei besprochenen Grundfarben geschehen ist, bloß auf den Farbenton, nicht auf den Farbengrad Rücksicht, so lassen sich auch noch aus andern als den drei angegebenen Farben Weiß, Purpur und die übrigen Farbentöne herstellen. So geben z. B. Roth, Grün und Blau oder Orange, Grün und Violett, oder, wie es in Fig. 129 durch das Dreieck $R_1 Gb_1 B_1$ angedeutet ist, Roth, Gelb und Blau, oder überhaupt je drei oder mehr Farben, welche, wenn man sie durch gerade Linien verbindet, den Raum $R G V$ umschließen, alle möglichen Farbenempfindungen. Selbst die im Spektrum nicht vorkom-

mende zusammengesetzte Farbe, das Purpur, würde als eine solche imaginäre Grundfarbe angenommen werden können, indem sich z. B. aus Purpur, Gelb und Blau ein Farbendreieck $P_2 Gb_2 B_2$ construiren lässt. Aber in diesen Fällen sind, so lange man sich auf drei Componenten beschränkt, die meisten Mischfarben noch weißlicher als bei der Wahl von Roth, Grün und Violett, wie sich daran zeigt, dass der imaginäre Theil des Farbendreiecks größer wird als der des Dreiecks $R G_1 V$. Die drei angegebenen Grundfarben zeichnen sich also dadurch aus, dass durch sie nicht nur überhaupt alle möglichen Farbentöne, sondern diese auch in relativ größerer Sättigung hervorgebracht werden können als bei Benutzung anderer Combinationen. Die Combination Roth, Grün und Blau nähert sich dieser Bedingung ebenfalls, da Blau und Roth bei bedeutendem Uebergewicht der ersteren Farbe indigblaue und violette Farbentöne von ziemlich vollkommener Sättigung ergeben. Indem man von der Vermuthung ausging, die Grundfarben seien zugleich Hauptfarben in dem früher (S. 487) angegebenen Sinne, hat man daher häufig bei der Construction der Farbentafel den Componenten Roth, Grün und Blau den Vorzug gegeben [1]). Die Versuche über Mischung der Spektralfarben scheinen jedoch für die zuerst von Thomas Young aufgestellte Verbindung Roth, Grün und Violett zu sprechen [2]). Offenbar kommt hierbei in Betracht, dass Roth und Violett die Endfarben des Spektrums sind, und dass sie in diesem selbst gegenüber den andern Farben durch intensive Sättigung sich auszeichnen.

Hiernach kommt der Construction der Farbenempfindungen aus den drei Grundfarben überhaupt nur ein Annäherungswerth zu. Helmholtz hat nun, einer Hypothese Thomas Young's folgend, für die angegebenen drei Grundfarben diese Bedeutung dadurch zu retten gesucht, dass er sie als Grundempfindungen auffasste, welche an und für sich nicht nothwendig mit Farben des Spektrums zusammenfallen müssten, sondern sich in ihrer Sättigung von denselben möglicherweise unterscheiden könnten. Nimmt man an, dass es drei Grundempfindungen gibt, welche dem Roth, Grün und Violett entsprechen, aber gesättigter sind als die mit diesen Namen belegten Spektralfarben, so lässt sich das Dreieck $R G_1 V$ als die Tafel der reinen Farbenempfindungen betrachten, aus welchen die realen Farben, welche auf der Curve $R G V$ liegen, immer erst durch Mischung hervorgehen. Nach der ursprünglichen Hypothese Th. Young's, wonach jede Spektralfarbe alle drei den Grundempfindungen entsprechenden Nervenfasern erregt, nur je nach der Wellenlänge in verschiedenem Grade, würde kein einziger Grenzpunkt der ersten Tafel mit einem solchen der zweiten

1) So besonders Maxwell, Phil. transactions, 1860, p. 57. Phil. mag., XXI, 1860, p. 141.
2) J. J. Müller, Archiv f. Ophthalmologie, XV, S. 248.

sich berühren, sondern zwischen jeder einfachen Farbe und der entsprechenden Grundempfindung würde noch ein Zwischenraum gesättigter Farbentöne existiren[1]). Nach den Versuchen von MAXWELL, J. J. MÜLLER u. A. ist aber für den Anfang und das Ende der Farbencurve die Mischfarbe der zwischenliegenden Spektralfarbe auch in ihrem Sättigungsgrade gleich, und es hat daher hier die Annahme von Grundempfindungen, die jenseits der wirklichen Farben *R*, *V* gelegen sind, in den Thatsachen keine Berechtigung. In die Sprache der YOUNG'schen Hypothese übersetzt, würde dies bedeuten, dass die Annahme einer Miterregung der beiden andern Nervenprocesse für Roth und Violett nicht erfordert wird. Da aber, wie oben bemerkt, die Construction des Farbendreiecks eine willkürliche ist, insofern auch aus andern als den genannten drei Componenten alle Lichtarten gemischt werden können, so kann dieselbe auch an und für sich nicht als ein Beweisgrund für die YOUNG'sche Hypothese angesehen werden. Vielmehr ist jene Construction lediglich ein anschaulicher Ausdruck für das Mischungsgesetz der Farben. Nach diesem Gesetz erzeugen: 1) Wellenlängen, die wenig von einander verschieden sind, mit einander gemischt Empfindungen, welche zwischenliegenden Wellenlängen entsprechen, und es erzeugen 2) Wellenlängen, die sich in größerer Distanz befinden, namentlich solche, von denen die eine rechts und die andere links von einem mittleren Orte *G* des Spektrums liegt, weißliche Farbentöne oder Weiß, falls nicht die Endfarben des Spektrums selbst gemischt werden. Unter der Voraussetzung, dass gleichen Empfindungen gleiche physiologische Processe zu Grunde liegen, weist der erste dieser Sätze auf eine Abhängigkeit des Reizungsvorganges von der Lichtbewegung hin, nach welcher der aus zwei wenig verschiedenen Wellenlängen resultirende Process identisch ist mit demjenigen Vorgang, den die Reizung mit Wellen von der zwischenliegenden Größe erzeugt. Zugleich ist die hierbei mögliche Differenz für die längsten und kürzesten Wellen größer als für solche von mittlerer Länge. Hiernach lässt sich der obige zweite Satz des Mischungsgesetzes einfach auch so ausdrücken: Für jeden Theil der Farbencurve gibt es einen gewissen Grenzwerth des Farbenunterschieds, über welchen hinaus die resultirende Farbe einen verminderten Farbengrad zeigt, und diese Abnahme der Sättigung wächst zuerst bis zu einem Maximum, dem vollständigen Weiß (der Complementärfarbe entsprechend), um sich dann wieder in entgegengesetzter Richtung zu ändern, wodurch sich die Farbencurve als eine in sich zurücklaufende kundgibt. Letztere Thatsache findet überdies ihren Ausdruck in der

---

1) Nach dieser Voraussetzung ist in der That von HELMHOLTZ in seiner Fig. 120 (Physiol. Optik, S. 293) die Farbentafel in die hypothetische Tafel der Grundempfindungen eingetragen worden.

unmittelbaren Empfindung, nach welcher die Anfangs- und Endfarbe des Spektrums wieder einander ähnlich werden und mit einander gemischt eine zwischen ihnen liegende gesättigte Farbe bilden (das Purpur), woraus zu schließen ist, dass auch die begleitenden physischen Vorgänge von verwandter Beschaffenheit sind.

Demnach können wir uns den Gang der Function, die in dem Mischungsgesetze zum Ausdruck gelangt, auch folgendermaßen veranschaulichen. Wir denken uns den Punkt *W* der Farbentafel (Fig. 129) als Mittelpunkt eines Polarcoordinatensystems, denken uns also von diesem Punkte Radien nach allen möglichen Stellen der Farbencurve gezogen und die Winkel, welche dieselben mit einander bilden, vom Radius *WR* an gezählt, so dass deren positive Werthe in der Richtung des Verlaufs der spektralen Farbencurve wachsen. Die Zunahme des Polarwinkels soll der Abnahme der Wellenlänge von der Grenze des äußersten Roth ab entsprechen. Da die den kürzesten Wellenlängen zugehörigen Empfindungen des Violett sich wieder der Empfindungsgrenze der größten Wellenlänge nähern, so muss die Curve in der Gegend der Mitte des Spektrums einen Wendepunkt haben, und nach dem Mischungsgesetz für die Wellenlängen von Roth bis Gelbgrün und von Grünblau bis Violett müssen die beiden Schenkel der Curve innerhalb gewisser Grenzen einen nahehin geradlinigen Verlauf nehmen. Die so gewonnene Curve besitzt also im allgemeinen die Gestalt der Farbenlinie in Fig. 129. Die nach unten zwischen den Radien *WR* und *WV* gelegenen Winkelwerthe können entweder als solche, welche die obere Empfindungsgrenze überschreiten, oder als solche, welche die untere nicht erreichen, betrachtet werden: die hier liegenden Empfindungen können nicht mehr durch einfache ultrarothe oder ultraviolette Wellenlängen, sondern nur durch Mischung rother und violetter Strahlen hervorgebracht werden; durch sie wird dann die Curve der einfachen Farbenempfindungen eine in sich geschlossene. Mit diesem in dem Zurücklaufen der Farbenlinie begründeten Gang der Function stehen nun aber auch die weiteren Mischungserscheinungen, die hauptsächlich in der Existenz der Complementärfarbenpaare ihren Ausdruck finden, in Verbindung. Nicht gesättigt ist vermöge der Form der Farbencurve immer die Empfindung, die aus der Mischung solcher Farben hervorgeht, zwischen denen die Curve nicht geradlinig verläuft. Da nun die ganze Curve in sich geschlossen ist, so muss es für jeden Punkt der Farbenlinie einen zweiten Punkt geben, bei welchem die Sättigung der Mischfarbe auf ein Minimum gesunken ist, um bei weiterem Fortschritt sich wieder in entgegengesetztem Sinne zu ändern. Dieses Minimum der Sättigung oder die Empfindung Weiß wird für zwei Punkte dann vorhanden sein, wenn der zwischen ihnen gelegene Theil der Curve das Maximum der Richtungsänderung

erreicht hat, d. h. wenn die von *W* aus gezogenen Radiusvectoren mit einander einen Winkel von 180° bilden. Auf diese Weise gelangen wir zu derselben Bestimmung des Ortes der Complementärfarben wie früher.

Statt des Mischungsgesetzes ließe sich der Construction der Farbenfläche noch ein anderes Verhältniss zu Grunde legen, durch welches dieselbe zu einem directeren Ausdruck des Systems unserer Lichtempfindungen würde. Wie sich nämlich die Farbenlinie nach der Abstufung der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbentöne eintheilen lässt, so könnte man auch die Abmessungen der Farbenfläche nach der Unterschiedsempfindlichkeit für Sättigungsgrade ausführen. Eine Farbe, die eine größere Zahl von Abstufungen durchläuft, bis sie in Weiß übergeht, würde hiernach in größere Entfernung von dem Punkte der Farbentafel, welcher dem Weiß entspricht, zu verlegen sein. Messungen über die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbengrade sind nun von Aubert[1]) und Woinow[2]) ausgeführt worden. Der Erstere gibt an, dass der Werth der Unterschiedsschwelle bei der Mischung einer Farbe mit Weiß $^1/_{120}$—$^1/_{180}$ betrage. Der Letztere fand denselben für

Roth	Orange	Blau
$^1/_{120}$	$^1/_{144}$	$^1/_{160}$

Diese Bestimmungen, welche mittelst rotirender Scheiben gemacht wurden, sind aber noch zu unvollständig, um weitere Schlüsse zu gestatten. Sie zeigen nur, was auch bei den Farbenmischungsversuchen, namentlich bei dem Blau und Violett, zur Geltung kommt, dass die brechbareren Farben einen größeren Sättigungswerth besitzen, d. h. dass verhältnissmäßig kleine Mengen derselben in Mischungen mit Weiß oder mit einer andern Farbe schon wirksam sind, eine Thatsache, welche in der Mischungscurve (Fig. 129) in der relativ weiten Entfernung der Punkte *B* und *V* von *W* ihren Ausdruck findet.

Directer als die Unterschiedsempfindlichkeit für Farbengrade scheint die Verwandtschaft der gesättigten Farbenempfindungen mit Weiß zu der Gestalt der Mischungscurve in Beziehung zu stehen. Den Grad dieser Verwandtschaft bezeichnen wir als die Helligkeit einer Farbe. Der Umstand, dass wir den gesättigten Farben eine verschiedene Helligkeit zuschreiben, indem uns z. B. Gelb heller als Orange, dieses heller als Roth erscheint, weist auf die durchgängige Verbindung der farbigen und der farblosen Empfindungen hin. Fraunhofer suchte ein Maß dieser Farbenhelligkeit unmittelbar zu gewinnen, indem er die Helligkeit

---

1) Physiologie der Netzhaut, S. 138 f.
2) Archiv f. Ophthalmologie, XVI, 1. S. 256.

der einzelnen Spektralfarben mit der Helligkeit eines von einem kleinen Spiegel reflectirten farblosen Lichtes verglich[1]. Auf indirecte Weise suchte VIERORDT das nämliche zu erreichen, indem er diejenige Quantität weißen Lichtes bestimmte, die jeder Spektralfarbe zugefügt werden muss, um eine minimale Aenderung ihrer Sättigung zu erzielen; er ging dabei von der Voraussetzung aus, dass diese Quantität um so größer sein werde, je größer die Helligkeit der Farbe ist[2]. In der That stimmen die so erhaltenen Zahlen mit den von FRAUNHOFER gewonnenen ziemlich nahe überein. Setzt man nämlich die hellste Farbe des Spektrums, das Gelb zwischen den Linien *D* und *E*, = 1000, so fanden sich für die übrigen bei der Benutzung von Sonnenlicht als farblose Lichtquelle folgende Werthe:

		FRAUNHOFER	VIERORDT			FRAUNHOFER	VIERORDT
Roth	(*B*)	32	22	Grün	(*E*)	480	370
Orange	(*C*)	94	128	Blaugrün	(*F*)	170	128
Röthlichgelb	(*D*)	640	780	Blau	(*G*)	31	8
Gelb	(*D—E*)	1000	1000	Violett	(*H*)	5,6	0,7

Wechselnder verhalten sich je nach ihrer Sättigung Pigmentfarben, bei denen sich eine Bestimmung des relativen Helligkeitswerthes durch die Vergleichung am Farbenkreisel vornehmen lässt, indem man zu einer gegebenen Farbe diejenige Mischung von Weiß und Schwarz herstellt, die der Farbe an Helligkeit gleich ist. Die so vorgenommenen Vergleichungen ergeben bei größter Sättigung und gewöhnlicher Tagesbeleuchtung im allgemeinen eine mit der obigen übereinstimmende Helligkeitsreihe[3]. Vergleicht man die obigen Zahlen mit der Lage der Farben auf der Mischungscurve, so ist ersichtlich, dass sich dieselben umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Punkte des Weiß (Fig. 129), d. h. je gesättigter eine Farbe ist, eine um so geringere Helligkeit besitzt sie, und um so größer ist die Wirkung, welche eine bestimmte Menge derselben in der Mischung mit andern Farben hervorbringt. Geht man dagegen immer von dem nämlichen subjectiven Empfindungswerth aus, z. B. von derjenigen Intensität, bei welcher eben ein Erkennen der Farbe möglich ist, so

1) FRAUNHOFER, Denkschriften der bayr. Akad. d. Wissensch. 1815, S. 193.

2) VIERORDT, Die Anwendung des Spektralapparats zur Messung und Vergleichung der Stärke des farbigen Lichtes. Tübingen 1871.

3) KIRSCHMANN, Phil. Stud. VI, S. 462 ff. Uebereinstimmende Versuche hat später auch F. HILLEBRAND ausgeführt (Wiener Sitzungsber. XCVIII, 3, S. 70 ff). Die Probe auf die Richtigkeit der bei dieser Methode gefundenen Helligkeitswerthe der Pigmentfarbe besteht darin, dass das einer gegebenen Farbe gleichende Grau der Farbe beigemischt keine Helligkeitsänderung erzeugen darf. Dies fand sich auch in KIRSCHMANN's Beobachtungen bestätigt, da die Abweichungen die Grenzen der Einstellungsfehler nicht überschritten. HILLEBRAND, bei dem die Controlversuche mit den ursprünglichen Resultaten nicht übereinstimmten, hat hieraus auf einen von der Lichtstärke unabhängigen Helligkeitswerth der einzelnen Farben geschlossen.

erweist sich, wie Charpentier fand, die Unterschiedsempfindlichkeit für den Helligkeitswechsel bei allen gesättigten Farben als eine übereinstimmende [1]).

Die Intensität der Lichtempfindung darf innerhalb gewisser Grenzen als ein von Farbenton und Farbengrad unabhängiger Bestandtheil angesehen werden, da eine nach Farbe und Sättigungsgrad bestimmte Empfindung verschiedene Grade der Stärke besitzen kann. Zwar werden wir sogleich sehen, dass dieser Satz wesentliche Einschränkungen erfährt. Betrachten wir aber vorläufig die Lichtstärke als eine für sich veränderliche Größe, so ist klar, dass dieselbe dem nach zwei Dimensionen construirten Continuum der Farben die dritte hinzufügt. Beschränkt man sich auf die unser gewöhnliches Empfindungssystem vollständig darstellende ebene Farbentafel, wie sie nach der Abstufung der Farben in Ton und Sättigung oder nach dem Mischungsgesetze construirt werden kann, so lässt sich der einer jeden Lichtqualität zukommende Grad der Intensität als eine der Farbentafel an der betreffenden Stelle aufgesetzte senkrechte Linie darstellen. Nehmen wir die einfachste Form, den Kreis, und beginnen wir mit dem das Weiß bezeichnenden Mittelpunkt (Fig. 127, S. 486), so wird also die hier aufgesetzte Senkrechte alle Stufen des Weiß durch Grau bis zum Schwarz andeuten. Wollte man ein Maßprincip zu Grunde legen, so würde man auch hier die minimalen Unterschiede als Maßeinheiten betrachten können. Die in dieser Beziehung für die Stärke des weißen Lichtes sowohl wie der einzelnen Farben gefundenen Werthe sind schon bei der Erörterung der Intensität der Empfindung (S. 380 f.) angeführt worden. Nach den dort mitgetheilten Zahlen ist die Unterschiedsempfindlichkeit für die Lichtintensität im Roth am kleinsten ($^1/_{48,5}$) und nimmt dann im allgemeinen bis zum Blau zu ($^1/_{53,5}$) und gegen das Violett wieder etwas ab, während sich dagegen die Reizschwelle mit der Abnahme der Wellenlänge stetig (von 0,06 bis auf 0,00012) vermindert.

Versucht man es nun, die Intensitätsgrade aller Farben und ihrer Mischungen als eine der Farbenfläche hinzugefügte Höhendimension zu behandeln, so stellt sich aber heraus, dass diese Construction nicht für jede Qualität unabhängig durchgeführt werden kann. Die Empfindung Roth z. B. wird bei Abschwächung der Lichtintensität nicht bloß in ihrer Stärke, sondern immer zugleich in ihrem Farbenton und in ihrer Sättigung vermindert, bis sie endlich in Schwarz, also in dieselbe Empfindung übergeht, welche der geringsten Intensität des weißen Lichtes entspricht. Das nämliche zeigt sich bei allen andern Farbenempfindungen, welchen Ton

1) Charpentier, Comptes rend. 26. Mai 1884.

und welchen Sättigungsgrad sie auch besitzen mögen. Nur die Grenze der Lichtstärke, bei welcher der qualitative Unterschied der Empfindung aufhört, ist für die einzelnen Farben eine verschiedene, indem, wie zuerst PURKINJE beobachtete, die Farben von mittlerer Wellenlänge (Gelb, Grün und Blau) bei größerer Verminderung der Beleuchtung als die an dem Anfang und Ende des Spektrums gelegenen noch farbig empfunden werden, während von letzteren die Farben des rothen Endes noch bei etwas geringerer Lichtstärke erkannt werden als die des violetten. Ebenso verhalten sich die Veränderungen, welche die Farben bei wachsender Lichtintensität in ihrer Helligkeit erfahren, verschieden, indem das Maximum der Helligkeit bei größter Lichtstärke nahe dem rothen Ende des Spektrums liegt und mit Verminderung derselben nach den brechbareren Strahlen herüberrückt, so dass es bei der geringsten Intensität mit Grün zusammenfällt. Hiernach lassen sich diese Erscheinungen durch die in Fig. 130 dargestellten Curven versinnlichen, wo auf der Abscissenlinie die Wellenlängen (mit den zugehörigen FRAUNHOFER'schen Linien *B*, *C*, *D*....) angegeben sind und die Ordinaten die zugehörigen subjectiven Helligkeiten bezeichnen, wobei *H* einer größten, *M* einer mittleren und *A* einer kleinsten Lichtstärke entspricht[1]). Für die physiologische Würdigung dieser Verhältnisse kommt in Betracht, dass die Vibrations-Energie des Lichtes im Roth am größten ist und mit der Brechbarkeit der Strahlen sich stetig vermindert[2]). Sucht man mit Rücksicht hierauf die Helligkeitswerthe einer jeden Farbe zu bestimmen, die gleichgroßen Energiemengen entsprechen, so fällt das Maximum der so gewonnenen Curve, die in ihrer Gestalt der Curve *A* der minimalen Lichtstärke gleicht, bei allen Intensitäten in

---

1) PURKINJE, Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. II. Berlin 1825, S. 109. AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 125, und Grundzüge der physiol. Optik, S. 535 (Versuche von LANDOLT). CHODIN, Die Abhängigkeit der Farbenempfindungen von der Lichtstärke. Jena 1877, S. 8 f. CHARPENTIER, Compt. rend., XCI, p. 1075. XCVI, p. 858, 1079. Werden Punkte farbig erleuchtet, so gilt übrigens, wie CHARPENTIER hervorhebt, der obige Satz nur für die Erleuchtung auf dunklem Grunde, während Punkte auf hellem Grunde sofort farbig erscheinen. Von A. KÖNIG ist das PURKINJEsche Phänomen einer quantitativen Untersuchung unterzogen worden. Die Wellenlängen, bei denen das Maximum der Helligkeit im Spektrum gefunden wurde, waren darnach bei einer Reihe von Lichtstärken *H* bis *A*, wo *H* die größte, *A* die kleinste bezeichnet, für ein normales Auge die folgenden:

H	*G*	*F*	*E*	*D*	*C*	*B*	*A*
605	605	605	605	590	535	535	535

Bei einem Beobachter, dessen Auge für Grün unempfindlich war, ergaben sich völlig übereinstimmende Verhältnisse. Dagegen war bei einem rothblinden Auge das Maximum bei größeren Helligkeiten relativ geringer und nach Gelbgrün verschoben. (A. KÖNIG, Ueber den Helligkeitswerth der Spectralfarben, Beiträge zur Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane, Festschrift für HELMHOLTZ 1891.)

2) Vergl. die Tabelle auf S. 486 Anmerkung 1.

das Grün als die mittlere Farbe des Spektrums. Die grünen Strahlen sind also diejenigen, welche den größten Werth physiologischer Energie besitzen. Ein Maß für die Reizempfindlichkeit der Netzhaut gegenüber den verschiedenen Farbestrahlen, auf gleiche Energiemengen bezogen, läßt sich

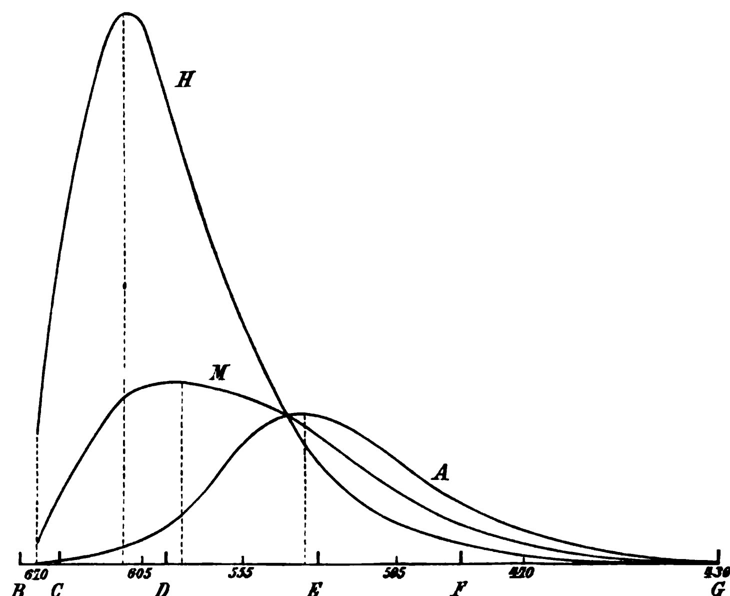


Fig. 130.

dagegen erhalten, wenn man bei jeder Farbe die der Reizschwelle entsprechende relative Energiegröße bestimmt. Auf diese Weise erhielt H. Ebert bei zwei Beobachtern (*S* und *E*), wenn die für die Minimalempfindung Grün erforderliche Lichtenergie = 1 gesetzt wurde, für die verschiedenen Theile des Spektrums folgende Werthe:

		Roth	Gelb	Grün	Grünblau	Blau
Wellenlänge		675	590	530	500	470
relative Reizschwelle	*S*	$\frac{1}{25}$	$\frac{1}{15}$	1	$\frac{1}{1,3}$	$\frac{1}{3}$
	E	$\frac{1}{34}$	$\frac{1}{17}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$ [1].

Das System der Farbenempfindungen kann hiernach, wenn dieselben von der ihnen im Spektrum zukommenden Intensität an allmählich bis zum Minimum ihrer Helligkeit verfolgt werden, falls man den Kreis als Farbentafel benutzt, durch einen Kegel mit kreisförmiger Basis dargestellt

1) Ebert, Wiedemann's Annalen XXXIII, S. 136.

werden, dessen Spitze dem Schwarz entspricht. In den einzelnen parallel zur Basis geführten Schnitten folgen dann von unten nach oben die lichtschwächeren Farben und in der Mitte das Grau in stetiger Abstufung. In analoger Weise lassen sich auch diejenigen Veränderungen darstellen, welche die Lichtempfindung erfährt, wenn die objective Lichtstärke vermehrt wird. Die Beobachtung zeigt nämlich, dass es eine bestimmte Lichtstärke gibt, bei welcher die Sättigung der einfachen Farben des prismatischen Spektrums am größten ist. Diese dem Maximum der Sättigung entsprechende Lichtintensität, welche wahrscheinlich nicht für alle Farben dieselbe ist, wurde bis jetzt noch nicht näher bestimmt. Fest steht aber, dass von derselben ausgehend der Sättigungsgrad nicht nur durch Abnahme sondern auch durch Zunahme der Lichtintensität sich vermindern kann. Wie im ersten Fall schließlich alle Farben in Schwarz übergehen, so nähern sie sich im zweiten dem Weiß. Verstärkt man nämlich die Lichtstärke des Spektrums allmählich, so breiten sich Gelb und Blau nach beiden Seiten aus, und es gehen mit zunehmender Intensität zunächst Roth, Orange und Grün in Gelb, Grünblau und Violett in weißliches Blau über, worauf von diesen beiden wieder zuerst das Blau und zuletzt das Gelb sich in Weiß umwandelt [1]). Denken wir uns demnach, der Farbenkreis stelle das System der Farbenempfindungen bei den dem Maximum der Sättigung entsprechenden Lichtstärken dar, so wird der dem Schwarz correspondirenden Spitze, in welcher bei verminderter Lichtstärke schließlich alle Empfindungen zusammenlaufen, auf der andern Seite der Kreisfläche eine dem intensivsten Weiß entsprechende Spitze gegenüberliegen, in welcher sich bei gesteigerter Lichtstärke alle Empfindungen vereinigen. Das ganze System der Lichtempfindungen kann also durch einen Doppelkegel dargestellt werden, bei welchem der die beiden Kegelhälften begrenzende Kreis die Farben der größten Sättigung enthält. Statt des Doppelkegels kann man natürlich auch eine Doppelpyramide oder, als einfachste Form, eine Kugel wählen, in deren Aequatorialebene die Farben der größten Sättigung und die daraus durch Mischung herstellbaren Farbenstufen liegen, während der eine Pol dem intensivsten Weiß, der andere dem dunkelsten Schwarz entspricht, welche durch weitere Vermehrung oder Verminderung der Lichtstärke nicht weiter verändert werden können (Fig. 131). Auf der die beiden Pole verbindenden Linie sind alle möglichen farblosen Lichtabstufungen vom absoluten Weiß bis zum absoluten Schwarz gelegen [2]).

---

1) Helmholtz, Physiol. Optik, S. 233. Chodin a. a. O. S. 38 f. Theilweise freilich sind diese Veränderungen auch durch die Uebereinanderlagerung von Licht verschiedener Wellenlänge bedingt, die mit der zum Behuf der Vermehrung der Lichtstärke angewandten Verbreiterung des Spaltes für das in das Prisma eintretende Licht verbunden ist.

2) Um bei der Construction des Farbensystems zugleich die Lichtstärken zu be-

Wir haben bis dahin das Schwarz als den geringsten Intensitätsgrad des Weiß betrachtet. In der That ist dasselbe ja immer dann vorhanden, wenn wir einen weißen oder farbigen Eindruck in seiner Stärke hinreichend vermindern. Gleichwohl ist es unzweifelhaft, dass wir subjectiv das Schwarz und das Weiß zugleich als qualitative Gegensätze empfinden, ja dass uns diese Auffassung bei der Betrachtung schwarzer und weißer Pigmente die näher liegende scheint. Aus dieser Thatsache sind offenbar alle diejenigen Lichttheorien von ARISTOTELES bis auf GOETHE, welche aus Schwarz und Weiß alle Lichtarten entstehen ließen, hervorgegangen: sie haben eine subjective Wahrnehmung auf den objectiven Vorgang übertragen. Ist auch dies ungerechtfertigt, so fordert nun doch die unleugbare Thatsache jener qualitativen Auffassung eine Erklärung. Die Beziehung auf helle und dunkle Objecte mag begünstigend auf die Fixirung der Unterschiede gewirkt haben, aber sie reicht nicht aus, um deren Entstehung zu erklären, da wir das Schwarz auch dem dunkeln Gesichtsfeld bei Ausschluss aller Objecte zuschreiben. Wohl aber weist letzteres darauf hin, dass das Schwarz aus einem von allen Lichterregungen, mögen sie nun in objectivem Licht oder in mechanischer, elektrischer und ähnlicher Erregung des Auges ihren Grund haben, verschiedenen inneren Erregungsvorgang der Netzhaut hervorgeht, welcher die Eigenschaft hat

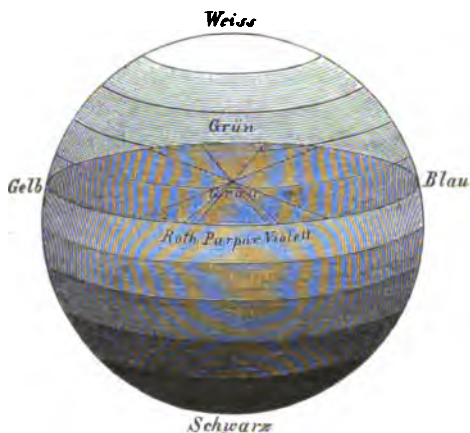


Fig. 131.

---

rücksichtigen, fügte zuerst LAMBERT der gewöhnlichen Farbentafel die dritte Dimension hinzu und construirte so eine Farbenpyramide, in deren Spitze er das Weiß verlegte. (LAMBERT, Beschreibung einer mit dem CALAU'schen Wachse ausgemalten Farbenpyramide. Berlin 1772.) Diese Construction fußt auf dem Uebergang aller Farbenempfindungen in Weiß bei verminderter Sättigung. Die Construction in einer Kugel, welche den Uebergang in Weiß und in Schwarz gleichzeitig darstellt, ist zuerst von dem Maler PHILIPP OTTO RUNGE ausgeführt worden. (Die Farbenkugel oder Construction des Verhältnisses aller Mischungen der Farben zu einander. Hamburg 1810.) Auch die Construction einer Doppelpyramide der Farben hat derselbe angedeutet. (Ebend. S. 8.) CHEVREUL (Exposé d'un moyen de définir et de nommer les couleurs. Paris 1861. Atlas) theilt zehn Farbencirkel mit, in denen sehr schön die Uebergänge der gesättigten Farben zu Schwarz dargestellt sind. Eine besondere Figur (Tafel II) gibt für eine Farbe, das Blau, in 20 Abstufungen die Uebergänge einerseits in Schwarz und anderseits in Weiß. Alle diese Arbeiten verfolgen übrigens hauptsächlich künstlerische Interessen.

alle andern Erregungen zu begleiten und anzudauern, wenn dieselben verschwunden sind. Aus jener Begleitung erklärt es sich, dass wir dunklere Objecte gegenüber helleren schwärzlich empfinden, und dass wir das Grau als eine Uebergangsempfindung zwischen Weiß und Schwarz betrachten. Auf diese Weise fassen wir überhaupt jede Intensitätsabnahme des Lichtes zugleich als eine Qualitätsänderung auf, insofern eben dieses starke Hervortreten der Empfindung Schwarz in der That eine qualitative Bedeutung besitzt [1]).

Die obigen Erörterungen beziehen sich ausschließlich auf die Empfindungen der Centralgrube der Netzhaut (das directe Sehen), und es ist bei denselben überdies eine normale Beschaffenheit des Sehorgans vorausgesetzt. Wesentliche Abweichungen treten ein auf den Seitentheilen der Netzhaut. Wie die Helligkeitsempfindung [2]), so erfährt hier auch die Farbenempfindung regelmäßige Aenderungen. Während aber die Empfindlichkeit für Helligkeiten auf den Seitentheilen bis zu einer gewissen Grenze zunimmt, ist für die meisten Farbentöne die Empfindlichkeit in der Mitte am größten. In den seitlichsten Regionen fehlt die Farbenunterscheidung überhaupt: jede Farbe erscheint hier bloß als Helligkeit. Mit der Annäherung an die Mitte werden zunächst Blau und Gelb, dann bei noch weiterer Annäherung Roth und zuletzt Grün empfunden [3]). Die Fig. 132 stellt diese Verhältnisse nach den sorgfältigen, an einer grösseren Zahl farbentüchtiger Individuen ausgeführten Beobachtungen von Kirschmann dar. Sie bezieht sich auf das linke Auge und gibt für eine Entfernung des letzteren von 50 *cm* die Zonen der Farbenunterscheidung in 10-fach verjüngtem Maßstabe wieder. Die von c aus gezogenen Strahlen geben auf der Horizontalen links vom Fixirpunkte die absoluten Entfernungen vom Netzhautcentrum m von 10 zu 10 Graden an. N, O bezeichnen Oben und Unten, NS, TS Nasal- und Temporalseite. Die Abbildung bezieht sich auf Versuche mit Farbenscheiben von 26 *mm* Durchmesser. Der leichteren Unterscheidung wegen sind die Linien, welche die äußeren Empfindungsgrenzen für die einzelnen Farben angeben, abwechselnd ausgezogen und unterbrochen gezeichnet. 1 ist diese Grenze für Violett, 2 für Gelb, 3 für Grün, 4 für Roth, 5 für Orange und end-

1) Völlig ungerechtfertigt ist es, die Dauererregung des dunkeln Gesichtsfeldes mit dem Lichtstaub desselben und andern subjectiven Lichtphänomenen, die man im Dunkeln beobachtet, zusammenzuwerfen, wie dies nicht selten geschehen ist. Diese Phänomene sind immer weiß oder farbig, und sie mischen sich, wie alle andern Lichterregungen, mit dem Schwarz des dunkeln Gesichtsfeldes.

2) Vgl. oben Cap. VIII, S. 371.

3) Aubert, Grundzüge der physiol. Optik, S. 541. Schön, Die Lehre vom Gesichtsfelde und seinen Anomalien. Berlin 1874. A. E. Fick, Pflüger's Archiv XLIII, S. 441 ff. Kirschmann, Phil. Stud. VIII, S. 592 ff.

lich 6 für Blau. Hiernach besitzt das Gelb nur auf der temporalen Seite von Anfang an den Charakter des reinen Gelb, während es auf der nasalen zuerst orange und dann erst bei weiterer Annäherung an die Netzhautmitte gelb empfunden wird[1]. Uebrigens ist stets zugleich die Größe der beleuchteten Fläche maßgebend für die Farbenauffassung: in einer

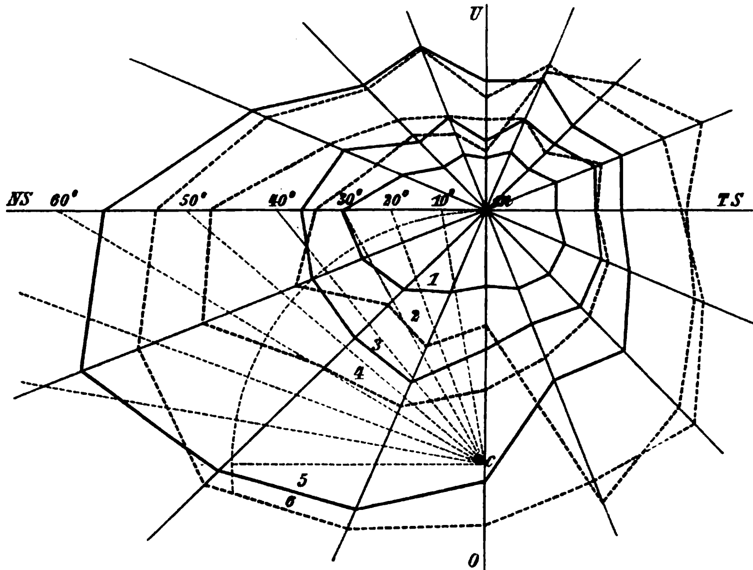


Fig. 132.

Region, in der ein kleines farbiges Object weiß gesehen wird, lässt sich bei einem größeren noch deutlich die Farbe unterscheiden[2]. Einen Einfluss auf die absolute Reizschwelle für Licht sowie auf die Unterschieds-

1) Kirschmann, Phil. Stud. VIII, Taf. II. Nach C. Hess (Archiv f. Ophth. XXXV, 4, S. 63 ff.) sollen Roth (bez. ein auf der Grenze von Roth und Purpur liegender Farbenton), Gelb, Grün und Blau, so lange sie überhaupt auf der Netzhautperipherie farbig erkannt werden, im selben Farbenton wie auf der Netzhautmitte erscheinen, und es sollen außerdem die complementären Farben Roth und Grün sowie Gelb und Blau von je derselben Zone an farbig erscheinen. Die erste dieser Angaben trifft nach A. E. Fick's und Kirschmann's Beobachtungen nur für Blau zu. Was die zweite betrifft, so ergeben die Versuche des letzteren Beobachters, dass Roth in einem viel weiteren, Violett in einem beträchtlich engeren Umkreise empfunden wird als Grün; es wird also allerdings irgend eine Mischung aus Roth und Violett geben, die sich dem Grün gleich verhält. Blau und Gelb aber fallen zwar nahe, doch nicht völlig zusammen, indem auf der oberen Netzhauthälfte das Blau, auf der unteren das Gelb einen kleinen Vorrang behauptet.

2) Snellen und Landolt, in Graefe und Saemisch's Handbuch der Augenheilkunde, III, 1. S. 69. Charpentier, Compt. rend., XCVI, p. 858. Uebrigens verhalten sich auch in dieser Beziehung die nasale und die temporale Seite der Netzhaut nach Kirschmann's Beobachtungen verschieden, indem auf der letzteren die Grenze, wo eine Vergrößerung des Objectes keine Aenderung der Empfindung mehr bewirkt, weit früher erreicht wird.

empfindlichkeit für Helligkeiten besitzen übrigens diese Verschiedenheiten nicht, sondern es verhalten sich in dieser Beziehung die Farben in Peripherie und Netzhautcentrum ganz ebenso wie farblose Lichteindrücke[1]).

Eine abweichende Beschaffenheit der Empfindungen, welche der auf den Seitentheilen der Netzhaut regelmäßig stattfindenden in gewissen Beziehungen ähnlich ist, existirt zuweilen auch in der Mitte derselben. Es entsteht dann der Zustand der sogenannten Farbenblindheit. In den meisten Fällen ist derselbe angeboren und dann, wie es scheint, fast mmer vererbt; ähnliche Erscheinungen können aber auch im Gefolge anderer centraler oder peripherischer Störungen als erworbene Farbenblindheit auftreten. Die angeborene Farbenblindheit ist in sehr seltenen Fällen eine totale: hier besteht auf der ganzen Netzhaut anscheinend ein ähnlicher Zustand, wie er normalerweise auf den seitlichsten Theilen vorhanden ist; es werden nur Unterschiede der Lichtintensität, nicht aber solche des Farbentons wahrgenommen[2]). Häufiger kommt dieser Zustand bei erworbener Farbenblindheit und in Verbindung mit andern Sehstörungen vor, und er kann dann auf ein einziges Auge oder sogar auf einzelne Theile einer Netzhaut beschränkt sein. Meistens ist jedoch die Farbenblindheit nur eine partielle: bei ihr werden nur bestimmte Farben regelmäßig mit einander verwechselt, und die nähere Prüfung ergibt, dass entweder ein bestimmter Theil des Spektrums in dem System der Empfindungen ganz fehlt, oder dass an Stelle desselben bloß eine farblose Empfindung, in einzelnen Fällen vielleicht auch noch eine farbige, der aber eine zu geringe Intensität zukommt, entsteht; diese letzteren Fälle bezeichnet man als unvollständige Farbenblindheit.

Begreiflicherweise hat die Untersuchung der angeborenen Farbenblindheit, wenn sie auf beiden Augen stattfindet, deshalb Schwierigkeiten, weil dem Farbenblinden das System der normalen Farbenempfindungen völlig unbekannt ist. Nur aus der genauen Vergleichung der von ihm begangenen Verwechslungen und unter Umständen aus der Bestimmung der ihm fehlenden Theile des Sonnenspektrums lässt sich daher einigermaßen die individuelle Natur seines Empfindungssystems ermitteln[3]). Die

---

1) Charpentier, Compt. rend., XCI, p. 49.

2) Magnus, Centralbl. f. Augenheilkunde, IV, S. 373. Hering, Pflüger's Archiv XLIX, S. 563.

3) Die Vergleichung verschiedener Farbentöne und Helligkeiten geschieht am einfachsten mittelst des zu diesem Zweck zuerst von Maxwell angewandten Farbenkreisels, an dem leicht, entweder indem man zwei rotirende Scheiben verwendet oder die verschiedenen Zonen einer einzigen Scheibe vergleicht, bei wechselnden Zusammenstellungen von Pigmentfarben und von Schwarz mit Weiß eine Sectorenbreite sich herstellen lässt, bei der die Mischungen von dem Farbenblinden gleich empfunden werden. Man gewinnt so Empfindungsgleichungen, in denen der Antheil der einzelnen Pigmente oder Helligkeiten an der Mischung durch die Winkelbreite der Sectoren ausgedrückt ist. Z. B. 200 Roth + 160 Blau = 195 Schwarz + 165 Weiß würde

so ausgeführte Untersuchung zeigt, dass die mit angeborener Farbenblindheit behafteten Individuen, deren Gesammtzahl nach HOLMGREN's statistischen Ermittelungen durchschnittlich zwischen 3 und 6 Proc. der Bevölkerung schwanken soll, bei Hinzurechnung der Fälle unvollständiger Farbenblindheit aber jedenfalls viel grösser ist, in verschiedene Classen zerfallen, bei denen sich die Verwechslungen der Farbentöne wieder sehr abweichend verhalten. Von einer ersten Classe, welche die zahlreichste zu sein scheint, werden Roth und Grün mit einander und mit Grau verwechselt, während die brechbareren Farben sämmtlich gut unterschieden werden[1]). Innerhalb dieser Classe sind nun aber wieder zwei Unterclassen zu unterscheiden: die Einen verwechseln helles Roth mit dunklem Grün, die Andern dunkles Roth mit hellem Grün. Hieraus geht hervor, dass im ersten Fall die Netzhaut für rothes Licht weniger empfindlich ist als für grünes, und dass sie im zweiten Fall für grünes Licht weniger empfindlich ist als für rothes. Man unterscheidet daher die Rothgrünblinden wieder in Rothblinde und in Grünblinde. Bei den ersteren ist das rothe Ende des Spektrums meist verkürzt, bei den letzteren wird der mittlere, zwischen Gelb und Blau gelegene Theil des Spektrums mit Grau verwechselt; außerdem ist die Grünblindheit augenscheinlich ein minder gleichförmiger Zustand, da bei ihr die Zone der geringsten Empfindlichkeit bald mehr gegen Roth bald mehr gegen Blau verschoben erscheint, und da bei ihr alle möglichen Uebergangsstufen zur normalen Farbenempfindlichkeit vorzukommen scheinen, während man solche bei der Rothblindheit nicht beobachtet[2]). Die zweite Hauptclasse der Farbenblinden, die Violettblinden (häufig auch Blaublinde oder Blaugelbblinde genannt), kommt viel seltener vor als die Rothgrünblinden. Blau und Gelb scheinen

---

bedeuten, dass für ein bestimmtes Auge eine Mischung aus Roth und Blau einer andern aus Schwarz und Weiß, welche dem normalen Auge grau erscheint, äquivalent ist. Andere Methoden der Prüfung bestehen in der directen Vergleichung von Spektralfarben, in der Mischung verschiedener Spektralfarben zu Farbengleichungen, in der Benutzung der unten zu erörternden Contraste der Farben und endlich in der Herstellung einer großen Zahl farbiger Pigmente, die man nach ihrer Aehnlichkeit sortiren lässt. Letztere Methode ist, mit Benutzung von Wollmustern, von HOLMGREN für praktische Zwecke zu sehr umfangreichen Untersuchungen angewandt worden. Unter diesen Methoden sind die Verfahrungsweisen mit Spektralfarben, namentlich wenn sie mit den Beobachtungen am Farbenkreisel oder mit der Vergleichung von Pigmentfarben combinirt werden, von besonderer Bedeutung, weil sich mittelst derselben am sichersten diejenigen Wellenlängen feststellen lassen, welche entweder gar nicht oder bloß farblos empfunden werden. Vgl. hierzu HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 299. SNELLEN und LANDOLT, in GRAEFE und SAEMISCH's Handbuch, III, 1, S. 39. HOLMGREN, Die Farbenblindheit in ihrer Beziehung zu den Eisenbahnen und zur Marine. Leipzig 1878. DONDERS, Ueber Farbensysteme, Arch. f. Ophthalm., XXVII, 1, S. 155 ff. KIRSCHMANN, Phil. Stud. VIII, S. 173, 402 ff.

1) HOLMGREN a. a. O. v. KRIES und KÜSTER, Archiv f. Physiologie, 1879, S. 513 ff.

2) DONDERS, Arch. f. Ophthalm., XXVII, 1, S. 155, und Archiv für Physiologie, 1884, S. 518. KOENIG und DIETERICI, Abh. der Berliner Akademie, 29. Juli 1886, und Ztschr. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg. IV, S. 241 ff.

von ihnen nur an ihrer Helligkeit unterschieden, sonst aber mit Grün oder Grau verwechselt zu werden; der brechbarste Theil des Spektrums scheint dabei in einzelnen Fällen mehr oder minder erheblich verkürzt zu sein[1]). Künstlich lässt sich ein vorübergehender Zustand von Violettblindheit durch den Genuss von Santonin hervorrufen. In demselben werden helle Objecte gelb oder grüngelb, dunkle, theils wahrscheinlich in Folge subjectiver Reizung theils als Contrastwirkung, violett gesehen, während gleichzeitig das violette Ende des Spektrums verkürzt erscheint[2]). Uebrigens ist die Unterscheidung dieser Formen insofern eine künstliche, als die objective Prüfung einer grossen Zahl Farbenblinder zeigt, dass für jede beliebige Wellenlänge verminderte Empfindlichkeit oder Unempfindlichkeit stattfinden kann, wobei bald dieser Zustand auf eine Region des Spektrums beschränkt ist, bald sich über einige von einander getrennte Regionen erstreckt. Im allgemeinen scheint nur die Unempfindlichkeit für die minder brechbaren Farben (Roth bis Grün) häufiger vorzukommen als für die brechbareren[3]). Die obigen Bezeichnungen verdanken daher wohl hauptsächlich der bevorzugten Stellung, welche Roth, Grün und Violett, bezw. Blau, im Spektrum einnehmen, und zum Theil wohl auch dem Umstand, dass die meisten dieser Farben zu den Hauptfarben in dem oben S. 487 angeführten Sinne gehören, ihren Ursprung. Bei manchen Fällen partieller Farbenblindheit ist die Farbenempfindlichkeit zugleich insofern verändert, als die Verhältnisse der Complementärfarbenpaare eine Verschiebung erfahren[4]). Die Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten ist bei der partiellen wie totalen Farbenblindheit in der Regel nur bei denjenigen Wellenlängen beeinträchtigt, die im Spektrum des Farbenblinden fehlen[5]).

Die monoculare und die circumscripte Farbenblindheit einer einzelnen Netzhautregion, in der Regel des gelben Flecks, sind deshalb von besonderem Interesse, weil sie eine unmittelbare subjective Vergleichung der abnormen mit der normalen Lichtempfindlichkeit gestatten, wie sie bei der binocularen und diffusen Farbenblindheit selbstverständlich unmöglich ist. Die monoculare Farbenblindheit ist in einigen Fällen als

---

1) J. Stilling, Beiträge zur Lehre von den Farbenempfindungen. 2. Stuttgart 1875, S. 44 f.

2) Rose, Virchow's Archiv XIX, S. 522, XX, S. 245, XXVIII, S. 30. Helmholtz, Physiol. Opt. 2. Aufl. S. 361.

3) Vgl. übrigens Kirschmann, Phil. Stud. VIII, S. 428, und einen charakteristischen Fall von Blaublindheit bei v. Vintschgau, Pflüger's Archiv XLVIII, S. 431.

4) Kirschmann, Phil. Stud. VIII, S. 212 ff.

5) A. König, vergl. oben S. 501 Anmerkung 1. Scheinbar pflegt sogar die Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen bei Farbenblinden ganz oder theilweise der normalen zu gleichen, indem diejenigen Stellen des Spektrums, für die das Auge farbenblind ist, an ihren Helligkeits- und Sättigungsdifferenzen unterschieden werden.

congenitaler Zustand[1]), in anderen vorübergehend als Begleiterscheinung des sog. Hypnotismus bei einseitiger Erzeugung desselben beobachtet worden[2]). In mehreren dieser Fälle ließ sich feststellen, dass einzelne Theile des Spektrums nicht farbig sondern grau empfunden wurden, und dass bestimmte Farbentöne in dem Spektrum des farbenblinden Auges fehlten. So unterschied ein einseitig Rothblinder HOLMGREN's nur Gelb und Blau, das rothe Ende des Spektrums fehlte, und zwischen Gelb und Blau fand sich eine schmale farblose Zone; ein einseitig Violettblinder unterschied nur Roth und Grün, das violette Ende fehlte, und die weiße Zone befand sich im Gelbgrün. In einem von KIRSCHMANN ausführlich untersuchten Falle fehlten im farbenblinden Auge Gelb, Grün und Violett und erwies sich spektrales Roth zu Blau complementär[3]). Die circumscripte Farbenblindheit eines Auges ist wohl meist eine durch beschränkte Krankheitsprocesse der Retina erworbene; das farbige Licht wird bei ihr weiß oder noch schwach farbig gesehen[4]). Von Interesse ist es, dass dabei totale Farbenblindheit ohne Veränderung der Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede, sowie ohne Verschiebung des Helligkeitsmaximums im Spektrum bestehen kann und dass der Helligkeitswerth derselbe bleibt wie auf einer normalen Netzhautstelle[5]), eine Thatsache, welche dafür spricht, dass die Helligkeits- und die Farbenempfindung an verschiedene Substrate gebunden sind.

Man hat bisweilen die Farbenblindheit als einen Zustand aufgefasst, bei welchem sich die im normalen Auge auf den Seitentheilen der Netzhaut stattfindenden Eigenschaften der Lichtempfindlichkeit bis in die Mitte erstreckten. Diese Betrachtungsweise scheint insofern einigermaßen zutreffend, als die totale Farbenblindheit der Lichtempfindlichkeit der am meisten excentrischen Stellen der Netzhaut entspricht, während der in den mittleren Regionen derselben bestehende Zustand im wesentlichen

---

1) O. BECKER, Archiv f. Ophthalm. XXV, 2, S. 205. (Fall von monocularer totaler Farbenblindheit.) v. HIPPEL, Archiv f. Ophthalm., XXVI, 2, S. 176, und XXVII, 3, S. 47. HOLMGREN, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1880, S. 398, 913. HERING, Arch. f. Ophth. XXXVI, 3, S. 1 ff., HESS, ebend. S. 24. (In beiden letzteren Fällen existirte vollständige Rothblindheit, während die Empfindlichkeit für Grün sowohl wie für alle anderen Farben nur vermindert war. Trotzdem werden diese Fälle von HERING und HESS als Rothgrünblindheit aufgefasst.) KIRSCHMANN, Phil. Stud. VIII, S. 196 ff.

2) HEIDENHAIN und GRÜTZNER, Breslauer ärztl. Zeitschr. 1880, Nr. 4. COHN, ebend. Nr. 6. Umgekehrt soll nach COHN bei Personen mit angeborener Farbenblindheit in Folge der Hypnotisirung ein normaler Farbensinn sich herstellen können. (Deutsche med. Wochenschr. 1880, Nr. 16.) Doch dürfte hier wohl eher eine Suggestion der Farbennamen als eine Aenderung der Empfindung anzunehmen sein. Ueber die Bedingungen und Erscheinungen des Hypnotismus im allgemeinen vgl. unten Cap. XIX, 3.

3) KIRSCHMANN a. a. O. S. 200 ff.

4) LEBER, in GRAEFE und SAEMISCH's Handbuch V, 2. S. 1036. AUGSTEIN, Archiv f. Augenheilk. XIV, S. 347. KIRSCHMANN a. a. O. S. 230, 430.

5) Von letzterer Thatsache hatte ich Gelegenheit mich an einer total farbenblinden Stelle meines eigenen Auges zu überzeugen.

der Rothgrünblindheit ähnlich ist. Die Existenz der totalen Farbenblindheit zusammen mit dem Zustand der excentrischen Netzhautpartien scheint daher zu beweisen, dass die Netzhautvorgänge, welche der Empfindung des farblosen Lichtes oder der Helligkeitsunterschiede entsprechen, unabhängig sind von jenen, welche die Farbenempfindung begleiten. Anders verhält es sich dagegen mit den Folgerungen, die aus der partiellen Farbenblindheit und den ihr einigermaßen gleichenden Zuständen der mittleren Netzhautregionen zu ziehen sind. Würden bloß die Fälle der Rothblindheit einerseits und der Violettblindheit anderseits existiren, so könnte nicht zweifelhaft sein, dass dieser Thatbestand einfach als eine beschränkte Empfindlichkeit in Bezug auf die äußersten sichtbaren Wellenlängen des Lichtes, die längsten oder die kürzesten, zu deuten wäre. Da jedoch nicht nur auch für Grün und Blau, sondern, wie es scheint, für jede Region des Spektrums Unempfindlichkeit oder verminderte Farbenempfindlichkeit existiren kann, so ist diese Auffassung nicht zutreffend. Ueber die Art, wie man die Erscheinungen der Farbenblindheit zu denken habe, wird jedoch die Theorie der Farbenempfindungen erst im Zusammenhang mit allen andern Thatsachen Rechenschaft geben können.

Die normalen Lichtempfindungen bilden, wie oben (S. 562 f.) bemerkt, eine in sich geschlossene stetige Mannigfaltigkeit von drei Dimensionen. Die Geschlossenheit des Farbensystems, welche in der Darstellung desselben durch eine geschlossene geometrische Form, Kugel oder Doppelpyramide, ihren Ausdruck findet, ist begründet einmal in der geschlossenen Form der einfachen Farbencurve, und sodann in der wechselseitigen Beziehung von Farbengrad und Lichtstärke, welche von einander abhängige Bestimmungen der Empfindung sind.

Ist die Empfindlichkeit für den Farbenton vollständig oder theilweise aufgehoben, so nimmt nun auch das System der Lichtempfindungen eine andere Form an. Für ein total farbenblindes Auge, welches nur Helligkeiten unterscheidet, beschränkt sich jenes System auf ein Continuum von einer Dimension, auf eine Gerade, welche alle Abstufungen der Lichtstärke vom hellsten Weiß bis zum tiefsten Schwarz umfasst. Bei der partiellen Farbenblindheit dagegen bilden die Lichtempfindungen im allgemeinen, wie im normalen Auge, ein dreidimensionales System, bei welchem jedoch die eine Dimension mehr oder weniger verkürzt ist, so dass sich in ausgesprochenen Fällen partieller Farbenblindheit das System einem zweidimensionalen nähern kann.

Aus der oben festgestellten Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Lichtstärke für das normale Auge erhellt ferner, dass man in dem dreidimensionalen System der Lichtempfindungen von einer beliebigen

Farbe zur Empfindung Weiß oder Schwarz auf doppeltem Wege gelangen kann: einmal durch Mischung des farbigen Lichtes mit andersfarbigem, wobei man am einfachsten die Complementärfarbe wählt, und sodann durch bloße Vermehrung oder Verminderung der Lichtstärke; im letzteren Fall wird aber immer zugleich die Stärke der Empfindung verändert. Hiermit steht nun eine Reihe von Erscheinungen im Zusammenhang, welche wir auf eine veränderte Reizbarkeit der Netzhaut beziehen müssen.

Für alle unsere Sinnesempfindungen gilt innerhalb gewisser Grenzen der in der physiologischen Mechanik der Nerven begründete Satz, dass ein Reiz, der auf einen durch vorangegangene Erregung ermüdeten Nerven wirkt, denselben Erfolg hat wie ein schwächerer Reiz, der den unermüdeten Nerven trifft. Dieser Satz hat nun da, wo Intensität und Qualität völlig von einander unabhängige Bestandtheile der Empfindung sind, z. B. bei den Tönen, keinen Einfluss auf die qualitative Bestimmtheit derselben. Anders ist es bei den Lichtempfindungen. Lassen wir eine Farbe, z. B. Roth, auf die Netzhaut einwirken, so verliert die Empfindung allmählich ihre qualitative Bestimmtheit, und sie nähert sich einer farblosen Empfindung, ja sie kann ganz in letztere überzugehen scheinen. Dies lässt unmittelbar aus dem obigen Gesetz der Ermüdung sich ableiten, nach welchem die Empfindung nach längerer Dauer des Eindrucks dem Pol des Schwarz sich annähern muss (S. 504, Fig. 131). Die Ermüdung hat also hinsichtlich der Qualität der Empfindung den nämlichen Erfolg, den die Zumischung einer gewissen Quantität complementären Lichtes ausüben würde. Bleibt das Auge nicht auf dem Eindruck Roth ruhen, sondern geht es, nachdem derselbe merklich an Sättigung verloren hat, zu einem neuen Reize über, welcher dem gewöhnlichen weißen Lichte entspricht, so zeigt sich auch hier die Empfindung verändert. Die Netzhaut empfindet nun von den verschiedenfarbigen Strahlen, aus denen sich das Weiß zusammensetzt, die rothen in relativ verminderter Sättigung, d. h. so als wenn ihnen die Complementärfarbe beigemischt wäre: es sieht daher das Weiß in einer zu Roth complementären, also grünlichen Färbung[1]. Auf diese Weise erzeugt jeder Farbeneindruck, wenn er längere Zeit angedauert hat und dann weißes oder weißliches Licht auf die Netzhaut trifft, ein complementäres Nachbild. Für rothe Eindrücke ist dieses Nachbild grünblau, für violette grüngelb, für grüne purpurn u. s. w. gefärbt[2]; für weißes Licht ist es schwarz, während umgekehrt ein schwarzes Object auf hellem Grunde ein weißes Nachbild hervorbringt. Denn dem

1) Fechner, Poggendorff's Annalen, I, S. 200, 427.
2) Siehe die Complementärfarbenpaare auf S. 490.

schwarzen Object entspricht eine im Verhältniss zu der Umgebung relativ unermüdete Stelle der Netzhaut. Sobald aber, wie in diesem Fall, zugleich das Verhältniss der Empfindung zu den Empfindungen der umgebenden Theile in Betracht kommt, mengen sich die unten zu erörternden Contrasterscheinungen ein.

In den ersten Augenblicken nach einem stattgehabten Eindruck tritt das complementäre Nachbild nicht sogleich in seiner vollen Stärke hervor, weil die Erregung der Netzhaut den Reiz überdauert, so dass eine Empfindung von gleicher Beschaffenheit, ein gleichfarbiges Nachbild, zurückbleibt. Dieses letztere ist namentlich dann deutlich zu beobachten, wenn der Lichteindruck nur während einer sehr kurzen Zeit stattfand: das gleichfarbige Nachbild vergeht in diesem Falle oft, ohne von einem deutlich wahrnehmbaren complementären gefolgt zu sein. Hat dagegen der Reiz etwas länger eingewirkt, so bemerkt man in der Regel zuerst das gleichfarbige und dann das complementäre Nachbild. Der Uebergang des einen in das andere wird beschleunigt, wenn der nachfolgende Lichteindruck eine bedeutende Helligkeit besitzt. Am deutlichsten und dauerndsten sind daher die gleichfarbigen Nachbilder im dunkeln Gesichtsfeld des geschlossenen Auges; doch geschieht auch hier jener Uebergang, indem die schwache Helligkeit des dunkeln Gesichtsfeldes immerhin analog einem äußeren Lichtreize wirkt.

Das complementäre Nachbild einer Farbe ist entweder positiv oder negativ. Positiv nennt man dasselbe, wenn es in scheinbar gleicher oder sogar größerer Helligkeit wie der ursprüngliche Eindruck, negativ, wenn es in verminderter Helligkeit gesehen wird. Bei weitem am häufigsten ist es negativ, erscheint also dunkler als das Object. Dies erklärt sich unmittelbar aus der Ermüdung oder, wie wir es mit Rücksicht auf unsere Darstellung des Farbensystems ausdrücken können, daraus, dass die Empfindung in Folge der abgestumpften Reizbarkeit dem Pol des Schwarz auf der Farbenkugel sich nähert. Positive complementäre Nachbilder kommen vorzugsweise dann vor, wenn die Nachbilder von Objecten im dunkeln Gesichtsfelde beobachtet werden[1]). Betrachtet man z. B. eine helle Flamme durch ein rothes Glas lange genug, damit das gleichfarbige Nachbild nicht auftreten kann, und schließt man nun das Auge, so erscheint in dem dunkeln Grund des Gesichtsfeldes ein außerordentlich intensiv grünes Nachbild der Flamme. Oeffnet man das Auge und sieht

1) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, III, S. 95, und Moleschott's Untersuchungen, IX, S. 13. Helmholtz, Physiol. Optik, S. 384. Eine Erklärung der positiv complementären Nachbilder hat Brücke, der sie hauptsächlich studirte, nicht gegeben. Helmholtz hielt sie für eine Mischerscheinung, welche beim Wechsel des gleichfarbigen und des gewöhnlichen negativ complementären Nachbildes entstehe.

auf eine weiße Fläche, so wird das Nachbild augenblicklich verdunkelt. Dieselbe Netzhautstelle, die bei schwacher Lichtreizung scheinbar eine gesteigerte Erregbarkeit erkennen lässt, zeigt demnach bei starker Lichtreizung verminderte Erregbarkeit: in beiden Fällen aber wird gemischtes Licht in dem zur ursprünglichen Farbe complementären Tone gesehen. Offenbar muss daher in Bezug auf die Erregbarkeit für die verschiedenen Farbestrahlen des gemischten Lichtes in beiden Fällen der nämliche Zustand bestehen: auch beim positiv complementären Nachbild muss Ermüdung für die ursprünglich gesehene Farbe vorhanden sein. Dass trotzdem das Nachbild hell auf dunkelm Grunde erscheint, können wir hier nur auf den Contrast beziehen, der überhaupt bei diesen Versuchen die Helligkeitsverhältnisse von Bild und Umgebung bestimmt. Wird ein farbiges Object auf gleichmäßig grauem Grund gesehen, so erscheint durch den Contrast das Object heller, der Grund dunkler, als sie in Wirklichkeit sind. Hierdurch erklärt es sich denn auch, dass die positiv complementären Nachbilder nur bei geschlossenem Auge oder im Dunkeln wahrnehmbar sind, alsbald aber in negative überspringen, wenn eine stärkere Erleuchtung des Gesichtsfeldes eintritt. Durch diesen Wechsel werden nur die Bedingungen des Contrastes, keine der sonstigen die Empfindung bestimmenden Verhältnisse geändert[1]). Die günstigsten Bedingungen für die Entstehung langdauernder negativer und complementärer Nachbilder sind im allgemeinen dann vorhanden, wenn die primären Lichteindrücke eine längere Zeit auf das möglichst starr fixirende Auge einwirken. Hierauf beruht wohl auch die Erscheinung, dass Gegenstände, die man längere Zeit fixirt, namentlich wenn sie aus zahlreichen Einzeleindrücken bestehen, wie z. B. die Buchstaben einer Druckseite, allmählich verschwimmen und wie mit einem Nebel überzogen erscheinen, nach einer kurzen Bewegung des Auges aber sofort wieder deutlich wahrgenommen werden. Indem in Folge der Ermüdung Eindrücke von sehr verschiedener Lichtbeschaffenheit fortwährend wechseln, wird hierbei die Ermüdung für einen bestimmten Lichtreiz hintangehalten. Hierauf beruht es wohl auch, dass unser Auge

1) Vgl. die unten folgenden Auseinandersetzungen über den Contrast. Das ganze System der Nachbilder lässt sich nach den obigen Unterscheidungen in folgender Uebersichtstafel darstellen:

Positive		Negative	
Gleichfarbige	Complementäre	Gleichfarbige	Complementäre

Erfolgt die Reizung durch weißes Licht, so fallen die Unterabtheilungen der gleichfarbigen und der complementären Nachbilder hinweg. Häufig werden die Bezeichnungen positive und gleichfarbige sowie negative und complementäre Nachbilder ohne weiteres einander substituirt, ein Sprachgebrauch, der wegen der Existenz der positiv complementären Nachbilder vermieden werden sollte.

zwar beim Aufenthalt in einem völlig gleichmäßig beleuchteten Raum, nicht aber bei der gewöhnlichen wechselnden Tagesbeleuchtung in seiner Lichtempfindlichkeit sich verändert[1]). Lässt man auf das Auge, nachdem es für eine bestimmte Farbe ermüdet ist, anderes homogenes Licht einwirken, so erscheint der Farbenton des letzteren in dem der Ermüdung für die erste Farbe entsprechenden Sinne verändert. So erscheint Violett in Folge der Ermüdung für Roth bläulichgrün, Roth nach der Ermüdung für Blau röthlichgelb, u. s. w.[2]). Ermüdet man das Auge für eine Spektralfarbe, so erscheint deren spektrale Complementärfarbe in überspektraler Sättigung.

Im ganzen beruhen somit die Nachbilderscheinungen hauptsächlich auf drei Momenten, die in verschiedenen Fällen bald gemischt, bald von einander isolirt zur Geltung kommen: erstens auf dem direct durch den Lichtreiz hervorgerufenen Erregungsvorgang, der den Reiz immer merklich überdauert, zweitens auf der veränderten Reizbarkeit der Netzhaut, welche, nachdem der Erregungsvorgang vorüber ist, eine kürzere oder längere Zeit zurückbleibt; dazu kommt dann drittens noch unter bestimmten, unten näher zu erörternden Bedingungen der Contrast der Empfindungen. Die veränderte Reizbarkeit verursacht unter allen Umständen das complementäre Nachbild, sei es negativ oder positiv; das unmittelbare Fortwirken der Erregung dagegen kommt als gleichfarbiges Nachbild zur Erscheinung; der Contrast bestimmt hauptsächlich die größere oder geringere Intensität, in welcher sich die Nachwirkungen der Erregung geltend machen[3]).

Etwas abweichend von den Nachbildern länger dauernder Licht-

---

1) A. E. Fick und Gürber, Arch. f. Ophth. XXXVI, 2, S. 245 ff. Vgl. hierzu auch Hering, ebend. XXXVII, 3, S. 1 ff. und A. E. Fick, ebend. XXXVIII, 1, S. 118 ff. Fick und Gürber nehmen an, dass, abgesehen von dem Wechsel der Eindrücke, der Augenbewegung als solcher ein wesentlicher, die Erholung fördernder Einfluss zukomme, indem sie vermuthen, dass der Blut- oder Lymphstrom und dadurch die Entfernung der durch die Ermüdung erzeugten Zersetzungsstoffe in Folge der Bewegung begünstigt werde. Dem steht aber entgegen, dass nicht unter allen Umständen, sondern nur dann, wenn sie mit einem Wechsel der Eindrücke verbunden ist, die Bewegung die Entwicklung der complementären Nachbilder hemmt, und dass der Aufenthalt in einem völlig gleichförmig, wenn auch nur mäßig erleuchteten Raume trotz der Bewegung ermüdet. Uebrigens besitzen hierbei zugleich, wie unten erörtert werden soll, die verschiedenen Lichtqualitäten einen verschiedengradigen ermüdenden Einfluss.

2) Hess, Arch. f. Ophth. XXXVI, 1, S. 1 ff.

3) Hering (Zur Lehre vom Lichtsinn. Wien 1878, S. 14, 43 ff., Pflüger's Archiv XLIII, S. 264, 329 ff.) hat hervorgehoben, dass die Auffassung des negativen Nachbildes als einer Ermüdungserscheinung in vielen Fällen nicht zureiche. Alle von Hering angeführten Beispiele lassen sich aber leicht aus dem Contrast ableiten, dessen Einmengung in die Nachbilderscheinungen allerdings nicht übersehen werden darf. Hering selbst deutet das complementäre Nachbild als eine Erscheinung der Erholung, indem er annimmt, dass das Auftreten der Contrastfarbe oder der contrastirenden Helligkeit Symptom eines der ursprünglichen Reizung entgegengesetzt gerichteten und die normale Constitution der Sehsubstanz wieder herstellenden Processes sei. Aber die

reizungen verhalten sich die Nachwirkungen annähernd instantaner Netzhauterregungen. An solche schließt sich nämlich in der Regel ein oscillatorisch zwischen positivem und negativem Nachbild wechselnder, während mehrerer Secunden allmählich abnehmender Process an. Dem momentanen Reiz folgt zunächst ein positives Nachbild, dann ein negatives, diesem wieder ein positives u. s. f., wobei die Dauer der einzelnen Perioden zu-, die Intensität der Lichterscheinung aber immer mehr abnimmt[1]. Bei sehr intensiven kurz dauernden Lichtreizungen verbindet sich dieser periodische Ablauf mit weiteren Erscheinungen, die man als farbiges Abklingen der Nachbilder zu bezeichnen pflegt.

Schließt man nach momentanem Anblicken eines hell leuchtenden weißen Objects das Auge, so wandelt sich das anfänglich positive weiße Nachbild durch Blau, Violett, Roth in das negative graue Nachbild um[2]. Diese Erscheinung erklärt sich, wenn man annimmt, dass die Nachwirkung der Erregung von der Wellenlänge des Lichtes abhängig ist, und zwar muss die rothe Erregung anfänglich am schnellsten sinken, worauf sie dann aber lange Zeit braucht, um vollständig zu verschwinden. Die grüne Lichtreizung muss dagegen anfangs am langsamsten und zuletzt am schnellsten abnehmen, während die violette ein mittleres Verhalten darbietet[3]. Eine ähnliche Erscheinung wird am Farbenkreisel beobachtet, wenn man der Scheibe desselben abwechselnd schwarze und weiße Sectoren gibt und eine Umdrehungsgeschwindigkeit wählt, bei welcher noch kein gleichmäßig grauer Eindruck entsteht. Man sieht dann ein farbiges Flimmern. indem bei mäßiger Geschwindigkeit jedem schwarzen Sector eine röthliche Färbung vorangeht und eine bläuliche oder grünliche nachfolgt; bei etwas größerer Rotationsgeschwindigkeit dehnt sich die röthliche Färbung voll-

---

Annahme eines solchen Processes, die sich auf die unten zu erörternde HERING'sche Theorie der Lichtempfindungen gründet, ist durchaus hypothetisch, während der hier vorausgesetzte von FECHNER zuerst als Ursache der negativen und complementären Nachbilder angenommene Einfluss der Ermüdung einem überall in der Sinnesphysiologie wiederkehrenden empirischen Gesetze entspricht.

1) PLATEAU, POGG. Ann. XXXII, S. 550. FECHNER, Psychophysik II, S. 840. C. HESS, PFLÜGER's Arch. XLIX, S. 190 ff. Indem HESS die unmittelbare positive Nachwirkung des Reizes hierbei nicht als Nachbild gelten lässt, nimmt er an, dass dem primären Lichteindruck sofort ein negatives Nachbild folge, welches dann erst in das positive übergehe. Aehnliche Oscillationen hat CHARPENTIER (Compt. rend. 1891, t. CXIII, p. 217) bei bewegten Lichtreizen beobachtet. In diesem Fall wird der Reiz in Folge der Bewegung für jede einzelne Netzhautstelle zu einem annähernd momentanen. Die Erscheinung der Oscillation wird aber hier dadurch verwickelter, dass sie sich ebenfalls über eine Netzhautstrecke hinbewegt.

2) FECHNER, POGGENDORFF's Annalen, L, S. 445.

3) HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 372. HELMHOLTZ bezieht die Erscheinungen auf einen verschiedenen Erregungsverlauf in roth-, grün- und violettempfindenden Nervenfasern. Da es sich hier um einen stetig mit der Wellenlänge veränderlichen Vorgang handelt, so ist hier die Beziehung auf specifische Nervenfasern oder Sehstoffe offenbar ein willkürlicher Ausdruck für diese Thatsache.

ständig über die weißen, die blaue über die schwarzen Sectoren aus[1]. Dieses Phänomen weist darauf hin, dass auch das Ansteigen der Erregung bei den einzelnen Farben mit verschiedener Geschwindigkeit geschieht, und zwar dass zuerst für Roth, später für Grün, Blau und Violett das Maximum der Reizung erreicht wird[2]. In der That wird dies durch Versuche von Kunkel bestätigt, nach denen z. B. bei mittlerer Lichtintensität die zur Erreichung des Maximums erforderliche Zeit für rothes Licht 0,0573, für blaues 0,0916, für grünes 0,133 Sec. betrug[3]. Alle diese Erscheinungen stehen wahrscheinlich mit den allgemeinen Gesetzen der Lichtreizung in engem Zusammenhang. Wie jede Nervenerregung ein oscillatorischer Process ist[4], so besteht vermuthlich schon der Vorgang in den peripherischen Sinneselementen in einem solchen, in der Retina in einem raschen Oscilliren zwischen Ermüdungs- und Erholungsphasen, welche Ausdruck wechselnder chemischer Processe sind. Bei dem Abklingen der Farben kommt sodann augenscheinlich die Thatsache zur Geltung, dass diejenige Farbe, die bei starker Lichtintensität die größte Helligkeit besitzt, Roth, auch am schnellsten ansteigt und wieder sinkt. (Vergl. Fig. 130 S. 502.)

Bei monocularer Reizung lässt sich außer dem Nachbild im direct gereizten Auge auch ein solches im nicht gereizten nachweisen. Dasselbe ist von den unten zu besprechenden Erscheinungen des binocularen Contrastes, mit denen es meist zusammengeworfen wurde, auf das bestimmteste zu unterscheiden. Es ist zunächst in seiner Qualität dem primären Nachbilde gleich, aber von weit geringerer Intensität und zeigt einen ähnlichen Phasenverlauf wie dieses. Wahrscheinlich beruht dieses secundäre Nachbild auf einer Miterregung, die durch die vom Mittelhirngebiet kommenden centrifugalen Opticusfasern vermittelt ist. (Vergl. Fig. 56 S. 130.)[5]

Die Nachbilder und die übrigen auf veränderliche Reizbarkeit hinweisenden Erscheinungen lehren, dass die Lichtempfindung eine Function nicht bloß der Wellenlänge, sondern auch des jeweiligen Zustandes der Netzhaut ist. Alle bisherigen Beobachtungen bezogen sich nun darauf, dass die Reizbarkeit einer gegebenen Netzhautstelle theils durch die bleibenden Eigenschaften derselben, wie individuelle Reizempfänglichkeit, Lage in Bezug auf das Netzhautcentrum, theils durch vorangegangene Reizungen, welche sie getroffen haben, bestimmt ist. Daneben zeigen aber weitere Erfahrungen, dass die Lichtempfindung, die durch Reizung einer Netz-

---

1) Fechner, a. a. O., XLV, S. 227.
2) Helmholtz, Physiol. Optik, S. 380, 381.
3) Kunkel, Pflüger's Archiv f. Physiologie, IX, S. 197.
4) Vgl. Cap. VI, S. 257.
5) Titchener, Phil. Stud. VIII, S. 231 ff.

hautstelle entsteht, zugleich Function des Reizungszustandes ist, in welchem sich andere Stellen befinden. Die hierdurch entstehenden Erscheinungen werden als Contraste bezeichnet.

Legt man von zwei schwarzen Objecten gleicher Beschaffenheit, z. B. von zwei aus mattschwarzem Papier geschnittenen Quadraten, das eine auf einen weißen, das andere auf einen grauen Hintergrund, so erscheint das erste dunkler als das zweite Ebenso sieht ein weißes Object auf schwarzem Grunde heller als das nämliche Object auf grauem Grunde aus. Hieraus geht hervor, dass die Helligkeit, in der ein Netzhauteindruck empfunden wird, nicht bloß von seiner eigenen Lichtstärke, sondern auch von der Lichtstärke seiner Umgebung abhängt, indem unsere Empfindung um so mehr in einem bestimmten Sinne ausgeprägt ist, je mehr sie in der Umgebung durch die Beschaffenheit des dort stattfindenden Eindrucks nach entgegengesetzter Richtung bestimmt wird. Eben deshalb hat man die Erscheinung einen Gegensatz oder Contrast der Empfindungen genannt. In ähnlichem Sinne werden die letzteren beeinflusst, wenn farbige und gleichzeitig in der Umgebung andersfarbige Eindrücke stattfinden. Wie die Helligkeitsempfindung um so größer ist, je stärker der Gegensatz zur Helligkeit der Umgebung, so ist die Farbenempfindung um so gesättigter, in je größerem Gegensatze sie sich zur Farbenempfindung umgebender Netzhautstellen befindet. Die Farben des größten Gegensatzes sind aber die auf der Farbentafel einander gerade gegenüberliegenden Complementärfarben. Jede Farbe wird daher dann in größter Sättigung empfunden, wenn die umgebende Netzhaut von einem complementärfarbigen Eindruck getroffen wird. Um also die einzelnen Farben im Maximum ihrer Sättigung erscheinen zu lassen, muss man z. B. Roth auf grünblauem, Gelb auf violettem, Grün auf purpurrothem Grunde betrachten. Augenscheinlich besteht hier eine Analogie zwischen den Contrasterscheinungen und den Nachbilderphänomenen; denn bei diesen zeigt sich eine gegebene Netzhautstelle dann zur möglichst gesättigten Empfindung einer Farbe disponirt, wenn sie für die Contrastfarbe ermüdet ist. Man hat daher auch die durch Ermüdung hervorgerufene Veränderung als successiven Contrast bezeichnet und davon die eigentlichen Contrasterscheinungen, welche auf der Wechselbeziehung jeder empfindenden Stelle zu ihrer Umgebung beruhen, als simultanen Contrast unterschieden. Der successive kann natürlich neben dem simultanen Contrast bestehen. Man kann zuerst einer Netzhautstelle durch Reizung ihrer selbst und hierauf, während der Eindruck stattfindet, durch Reizung ihrer Umgebung mit complementärem Lichte oder mit entgegengesetzter Lichtintensität die möglichst große Empfindlichkeit für einen gegebenen Lichtreiz verleihen. Jeder Eindruck

wird daher dann am entschiedensten in der ihm eigenen Farbe und Helligkeit empfunden, wenn er ebensowohl durch successiven wie durch simultanen Contrast gehoben ist.

Man kann leicht beobachten, dass es sehr mannigfaltige Grade des Contrastes gibt. Wie wir eine Netzhautstelle in verschiedenem Maße für eine bestimmte Farbe ermüden und hierdurch die Reizbarkeit für die ihr complementäre vergrößern können, indem wir kürzer oder länger, in größerer oder geringerer Sättigung den ermüdenden Farbeneindruck wirken lassen: so sind auch beim simultanen Contrast die verschiedensten Abstufungen möglich. Diese sind bei Helligkeitscontrasten von der Lichtstärke, der Ausdehnung und Entfernung der Eindrücke, bei Farbencontrasten außerdem von dem Farbenton und der Sättigung der Farben abhängig. Legt man ein weißes Object von immer gleicher Beschaffenheit, z. B. ein Quadrat aus weißem Papier, auf verschiedene neben einander gestellte dunkle Flächen, die von vollkommenem Schwarz durch dunkles Grau bis zu Lichtgrau abgestuft sind, so erscheint das weiße Object in abgestufter Helligkeit, auf dem schwarzen Grunde am hellsten, auf dem lichtgrauen Grunde am wenigsten hell. Variirt man nun aber nicht bloß die Helligkeit des Grundes, sondern auch diejenige des Objectes, so bemerkt man, dass ein lichtgraues Papier auf schwarzem Grunde in seiner Helligkeit verhältnissmäßig viel mehr gehoben erscheint als ein weißes Papier auf demselben schwarzen Grunde: beide Papiere erscheinen nämlich vollkommen gleich weiß. Es geht aus dieser Beobachtung schon hervor, dass der Contrast bei einer ganz bestimmten Helligkeitsdifferenz der Eindrücke sein Maximum erreichen muss.

Um beim reinen Helligkeitscontrast dieses Maximum sowie überhaupt die Abhängigkeit des Contrastes von der Helligkeitsdifferenz der auf einander einwirkenden farblosen Flächen quantitativ zu bestimmen, verfährt man nach dem Vorgang von Alfr. Lehmann folgendermaßen[1]). Man bringt neben einander zwei in jedem Versuch constant bleibende graue Hintergründe i und J von verschiedener Helligkeit an. Vor beiden werden durch ein Uhrwerk in Bewegung gesetzte rotirende Scheiben aufgestellt, die aus weißen und schwarzen Sectoren zusammengesetzt sind. Die letzteren werden an der vor dem Hintergrund i befindlichen Scheibe so abgestuft, dass die Helligkeit ebenfalls $= i$, also der Contrasteinfluss auf dieser Scheibe gleich null wird; hierauf werden an der vor dem Hintergrund J rotirenden Scheibe die Sectoren so abgestuft, dass ihre Helligkeit derjenigen der anderen Scheibe gleich, also wiederum $= i$ erscheint. Da nun die erste ohne Constrast, die zweite unter dem Ein-

1) Lehmann, Phil. Stud., III, S. 497.

fluss des von dem dunkleren oder helleren Hintergrund J ausgehenden Contrastes gesehen wird, so ist die wirkliche, aus dem Verhältniss der schwarzen und weißen Sectoren zu bestimmende Helligkeit r der zweiten Scheibe entweder kleiner oder größer als die der ersten: ersteres, wenn der Hintergrund J dunkler als i ist, wo der Contrast die Helligkeit der Scheibe vergrößert; letzteres, wenn J heller als i ist, in welchem Fall der Contrast die Helligkeit vermindert. Wir wollen den ersten Fall als positiven, den zweiten als negativen Contrast, die Helligkeit J aber mit Brücke[1]) als die inducirende, die objective Helligkeit r als die reagirende und endlich die durch den Contrast subjectiv hervorgebrachte Helligkeit i als die inducirte bezeichnen. Es wird dann die durch den Contrast erzeugte absolute Helligkeitsänderung durch die Differenz $i—r$, ihre relative (im Verhältniss zur wirklichen Helligkeit der inducirten Scheibe) durch den Quotienten $\frac{i-r}{r}$ gemessen. Variirt man nun die Helligkeiten J und i in geeigneter Weise, so lässt sich leicht zu jedem Werthe von J derjenige Werth von r finden, bei welchem jener Quotient ein Maximum, wo also die Contrastwirkung am größten wird. Die Versuche zeigen, dass es bei jeder Helligkeit J des inducirenden Feldes nur je ein positives und negatives Contrastmaximum gibt, und dass wahrscheinlich dieses Maximum überall bei einem und demselben Verhältniss von $J : r$ eintritt. In den Beobachtungen Lehmann's war der Werth dieses constanten Verhältnisses $\frac{J}{r} = 4,76$. Die Constanz des relativen Contrastmaximums scheint anzudeuten, dass die Contrasteinflüsse einer ähnlichen Beziehung folgen, wie dieselbe bezüglich der quantitativen Abstufung aller Empfindungsstärken in dem Weber'schen Gesetz ihren Ausdruck findet. In der That schien sich dies in Versuchen von H. Neiglick zu bestätigen, in denen eine graue rotirende Scheibe v (Fig. 118 S. 446) unter dem gleichzeitigen inducirenden Einflusse zweier anderer rechts und links von ihr stehender, einer dunkleren d und einer helleren h beobachtet wurde, während der Contrast mit dem Hintergrund durch Uebereinstimmung seiner Helligkeit mit derjenigen der zugehörigen Scheibe beseitigt war. Stufte man nun, während d und h constant blieben, das Grau der variabeln Scheibe v durch Veränderung der schwarzen und weißen Sectoren so lange ab, bis die Helligkeit v als die absolute Mitte zwischen den Helligkeiten d und h geschätzt wurde, so zeigte sich die durch das Weber'sche Gesetz geforderte Relation $\frac{d}{v} = \frac{v}{h}$ um so vollständiger bewährt, je näher das Verhältniss von d, h und v einem Contrastmaximum kam[2]). Unter

[1]) Denkschr. der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl., III, S. 98.
[2]) H. Neiglick, Phil. Stud. IV, S. 28.

sonst gleichen Bedingungen ist übrigens die Intensität von der Ausdehnung der contrastirenden Flächen abhängig, und zwar nimmt bei constant bleibender Größe des inducirten Objectes der Contrasteinfluss nach KIRSCHMANN's Versuchen annähernd proportional der linearen Größe des inducirenden zu [1]).

Bei farbigen Eindrücken lässt sich der Contrast in dreifacher Weise variiren: indem man erstens den Farbenton, zweitens den Farbengrad und drittens die Helligkeit der contrastirenden Eindrücke verändern kann. Der Farbencontrast lässt sich somit in drei Contrastformen zerlegen: den eigentlichen Farbencontrast, den Sättigungscontrast und den Helligkeitscontrast. In der Regel sind an einer einzelnen Contrasterscheinung diese drei Formen als Factoren betheiligt. Doch kann auch eine, oder es können sogar zwei von ihnen verschwinden, vorausgesetzt nämlich, dass die contrastirenden Objecte in den betreffenden Empfindungseigenschaften, Farbenton, Farbengrad oder Helligkeit, einander gleich sind.

In Bezug auf den eigentlichen Farbencontrast wurde schon hervorgehoben, dass Complementärfarben den größten Contrast geben. Dieser vermindert sich, wenn man die Farbentöne einander näher oder entfernter wählt. Für die Empfindung ist beides wegen der geschlossenen Gestalt der Farbencurve identisch: hier sind alle nicht complementären Farben einander näher als die Ergänzungsfarben, und die Hebung durch den Contrast vermindert sich mit dieser Annäherung. Dabei bestehen, so lange man nur den Farbenton ändert, Sättigung und Helligkeit aber constant erhält, die eintretenden Veränderungen ebenfalls nur in Aenderungen des Farbentons. Ist also das Maximum des Contrastes dann erreicht, wenn die beiden Farben einander complementär sind, wo sie beide in der größten Reinheit des Farbentons gesehen werden, so ändert sich dies mit der Verschiebung der beiden Farben dergestalt, dass der Ton einer jeden in einem Sinne modificirt erscheint, welcher der Annäherung an das nächstliegende Complementärfarbenpaar entspricht. Nennen wir entsprechend den beim Helligkeitscontrast gebrauchten Ausdrücken diejenige Farbe, die durch eine andere beeinflusst wird, die reagirende oder inducirte, diejenige dagegen, welche den Einfluss ausübt, die inducirende, so lassen sich die Erscheinungen der Farbeninduction durch Contrast am zweckmäßigsten in der Weise studiren, dass man von der Farbe, welche man als reagirende benützen will, Objecte von gleicher Größe, also z. B. Papierstücke, die mit möglichst gesättigten Pigmenten bemalt sind, auf eine Reihe neben einander gelegter größerer Papierstücke

---

1) A. KIRSCHMANN, Phil. Stud. VI, S. 430 ff.

legt, die ungefähr nach den Hauptfarben des Spektrums abgestuft sind. Man kann dann das farbige Object als die inducirte, den andersfarbigen Hintergrund als die inducirende Farbe betrachten. Legt man auf diese Weise z. B. rothe Papierstücke neben einander auf einen orange, gelb, gelbgrün, grün, grünblau u. s. w. gefärbten Hintergrund, so erscheint das Roth in völlig unverändertem Farbenton auf seinem complementären, also dem blaugrünen Hintergrund. Schon auf grünem erscheint es etwas in Purpur verändert, auf Gelbgrün, Gelb, Orange nimmt es allmählich einen violetten und selbst bläulichen Schimmer an, wogegen es sich auf Blaugrün, Blau u. s. w. mehr dem Orange und Gelb nähert. In ähnlicher Weise bleibt Grün unverändert auf dem ihm complementären Purpur; auf den gegen das Ende des Spektrums gelegenen Farben nimmt es einen gelblichen, auf den gegen den Anfang gelegenen einen bläulichen Farbenton an. Achtet man gleichzeitig auf den Farbenton des Grundes, so bemerkt man übrigens, dass regelmäßig auch dieser, und zwar in entgegengesetztem Sinne verändert erscheint. Während also z. B. Roth auf gelbem Hintergrunde einen bläulichen Schein annimmt, erhält der gelbe Hintergrund selbst einen grünlichen Schimmer. Jede inducirende Farbe wird somit durch diejenige, auf welche sie inducirend wirkt, immer zugleich selbst inducirt. Wir können uns diesen wechselseitigen Einfluss beim Contraste am einfachsten veranschaulichen, wenn wir zwei Farbenkreise concentrisch zu einander construiren und den einen um 180⁰ gegen den andern gedreht denken, so dass jeder Farbe am einen Kreise die Complementärfarbe am andern entspricht (Fig. 133) [1]. Es geben dann die zusammentreffenden Segmente des äußeren und inneren Kreises immer die Richtung der Veränderung an. Wählen wir z. B. Grün auf rothem Grunde, so bedeutet dies, da Grün mit Purpur, Roth mit Blaugrün zusammenfällt, dass das Grün so modificirt ist, als wenn ihm Blaugrün, das Roth so, als wenn ihm Purpur beigemischt wäre. Bei Grün auf gelbem Grunde wird sich dagegen das Grün in der Richtung des Indigoblau, das Gelb wieder in der des Purpur, also etwa in ein röthliches Orange verändern. Wählen wir endlich aber Grün auf purpurrothem Grunde, so bezeichnet das Zusammentreffen beider in Fig. 133, dass sie sich in ihrem

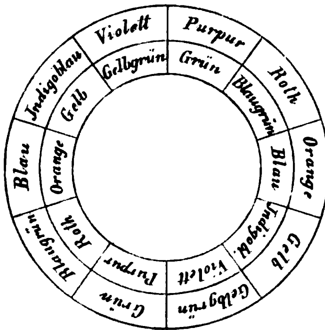


Fig. 133.

1) A. Rollett, Wiener Sitzungsberichte. Math.-naturw. Cl., 3. Abth. März 1867.

Farbenton unverändert bestehen lassen. Als allgemeine Regel für den Farbenwechsel in Bezug auf den Farbenton gilt also der Satz, dass jede Farbe im Sinne ihrer Complementärfarbe verändernd wirkt. Dies ist der Grund, weshalb man die Complementärfarben auch Contrastfarben genannt hat.

Der Sättigungs- und der Helligkeitscontrast der Farben sind wegen des oben (S. 503) besprochenen Einflusses der Helligkeit auf die Sättigung nicht von einander zu trennen. Insbesondere ist es unmöglich die Helligkeit zu ändern, ohne dass zugleich die Sättigung geändert würde. Zunächst gilt für diese Contrasteinflüsse die Regel, dass eine Farbe um so schwerer durch Contrast verändert werden kann, je gesättigter sie ist. Hiervon kann man sich bei dem oben erwähnten Versuch über die Farbeninduction gleichfarbiger Papierstücke auf verschiedenfarbigem Grund leicht überzeugen. Die Veränderung wird nämlich viel deutlicher, wenn man die farbigen Papiere mit weißem Seidenpapier oder mit einer Platte aus Mattglas bedeckt, durch welche die Farben hindurchscheinen, aber in ihrer Sättigung bedeutend vermindert sind. Jetzt hat z. B. ein rothes Object auf indigblauem Grunde nicht mehr bloß einen gelblichen Schimmer, sondern es sieht vollständig gelb, der indigblaue Grund aber sieht blaugrün aus. Während man bei den gesättigten Farben trotz des Contrastes ziemlich leicht erkennt, dass die einzelnen aufgelegten Stücke aus demselben Papier geschnitten sind, ist dies bei den weißlichen Farben nicht mehr möglich, sondern man hält die Farben für durchaus verschiedene.

Da das Farblose als der geringste Sättigungsgrad einer jeden Farbe betrachtet werden kann, so sind weiße oder graue Objecte am günstigsten, um möglichst große Contrastveränderungen hervortreten zu lassen. Ein farbloses Object wirkt gar nicht mehr inducirend auf einen andern Farbenton, es selbst empfängt aber von einem solchen die größte inducirende Wirkung, indem es rein in der Contrastfarbe, ohne jede Beimengung einer andern Farbe, gesehen wird. Wir können uns hiernach diese Abhängigkeit des Contrastes vom Sättigungsgrad am einfachsten in folgender Weise vorstellen. Eine Farbe A modificirt die auf einer benachbarten Netzhautstelle stattfindende Empfindung so, als wenn der hier einwirkende Eindruck B mit einer gewissen Menge zu A complementärfarbigen Lichtes gemengt wäre. Die Empfindung B muss deshalb der Complementärfarbe zu A um so mehr sich nähern, je weniger gesättigt ihr ursprünglicher Farbenton ist, und sie geht vollständig in die Complementärfarbe über, wenn jene Sättigung null wird. Ein Versuch, welcher ganz diesen Bedingungen entspricht und daher die Contrastfarben vorzugsweise lebhaft zur Erscheinung bringt, besteht in dem folgenden von H. Meyer[1] ange-

1) Poggendorff's Annalen, XCV, S. 170.

gebenen Verfahren. Man bringt auf ein farbiges Papier ein kleineres graues oder schwarzes Papierstückchen und überdeckt das Ganze mit einem Bogen durchsichtigen Briefpapiers: es erscheint nun das graue Feld sehr deutlich in der Contrastfarbe. Hierbei wird der Contrast noch dadurch begünstigt, dass das Briefpapier eine gleichmäßige Fläche herstellt, auf der nicht durch die Begrenzungslinien der verschiedenen Objecte gegen einander die Wechselwirkung der Empfindung geschwächt wird. Aehnlich starke Contrastwirkungen erhält man, wenn man durch Spiegelung die Helligkeit der contrastirenden Objecte vermehrt und die Sättigung der Farbe vermindert, wie in dem Versuch von RAGONI SCINA (Fig. 134)[1]. Man nimmt eine horizontale und verticale weiße Papierfläche, zu denen eine farbige Glasplatte unter einem Winkel geneigt ist; auf der horizontalen Fläche bringt man ein schwarzes Papierstückchen *a* an. In Folge dessen empfängt das Auge *o* in der Richtung *a o* fast nur farbloses Licht, welches an der Oberfläche der farbigen Glasplatte reflectirt wird, überall sonst bekommt es zugleich gebrochenes Licht, welches durch die Glasplatte stark gefärbt ist. Es erscheint daher der Fleck *a* deutlich in der Complementärfarbe der Glasplatte[2]. Man kann diesen Versuch auch in folgender Weise modificiren. Man nimmt die verticale Papierfläche nicht weiß sondern schwarz, klebt aber bei *b* ein weißes Papierstückchen von gleicher Größe wie *a* auf, dessen Reflexbild mit *a* zusammenfällt. Jetzt erscheint die Farbe der Glasplatte viel gesättigter als im vorigen Fall, weil nur noch das von ihr durchgelassene Licht ins Auge gelangt: wieder erscheint die Stelle *a* deutlich in der Complementärfarbe. Aber es tritt nun gleichzeitig zwischen dem hellen Spiegelbild und dem dunkelfarbigen Grunde ein Helligkeitscontrast auf: das Spiegelbild des weißen Papierstückchens erscheint daher heller, d. h. minder gesättigt, als wenn man auch für den Reflex eine gleichförmig weiße Farbe nimmt, durch welche die Farbe der Glasplatte an Sättigung vermindert wird. Hieraus geht hervor, dass der Contrast bis zu einer gewissen Grenze zunimmt, wenn sowohl die Helligkeit der inducirten Fläche wie die der inducirenden Farbe wächst. Die lichtschwächsten Eindrücke können, da sie nur ein Minimum von Empfindung bewirken, auch in ihrer Empfindungsqualität durch den Contrast nicht erheblich geändert werden. So kommt es, dass

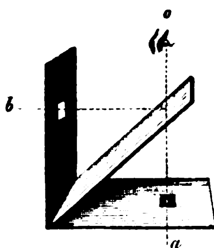


Fig. 134.

1) HELMHOLTZ, Physiologische Optik, S. 405.
2) Es ist zweckmäßig hierbei die Glasplatte probeweise hin- und herzudrehen, bis das gespiegelte Licht diejenige Helligkeit hat, bei welcher der Contrast am schärfsten hervortritt.

ein Grau auf farbigem Grunde, welches mit diesem die gleiche Helligkeit hat, die günstigste Bedingung für den Farbencontrast darbietet. Hierin liegt zugleich die Erklärung für die Wirkung des durchscheinenden Briefpapiers in Meyer's Versuch. Bei diesem erscheint die Contrastfarbe dann am deutlichsten, wenn man auf ein Papier von gesättigter Farbe ein kleineres schwarzes Papierstückchen legt und dann den Briefbogen darüber deckt. Durch den letzteren werden nun die zur Hervorbringung des Contrastes günstigsten Verhältnisse der Sättigung und Helligkeit erzeugt. Der Contrast vermindert sich dagegen sehr, wenn man statt des schwarzen ein weißes Papierstückchen unterlegt. Wählt man anderseits ein sehr durchscheinendes Seidenpapier zur Bedeckung, so muss man mehrere Bogen desselben über einander schichten, bis dasjenige Verhältniss der Helligkeit getroffen ist, bei welchem der Contrast ein Maximum wird.

Das geeignetste Mittel zur Bestimmung der für den Contrast günstigsten Helligkeits- und Sättigungsgrade bietet der Farbenkreisel. Gibt man der Scheibe desselben mehrere farbige Sectoren, deren jeder an einer bestimmten Stelle durch ein schwarzes Zwischenstück unterbrochen ist, wie in Fig. 135, wo die farbigen Theile der Sectoren durch Schraffirung angedeutet sind, so erscheint bei rascher Rotation die ganze Scheibe in einem weißlichen Farbenton, an der Stelle des Zwischenstücks erscheint aber ein Ring in der Complementärfarbe. Nun lässt sich leicht die Farbe des Grundes an Sättigung vermehren oder vermindern, indem man die Breite der Sectoren größer oder kleiner wählt, und ebenso lässt sich die Helligkeit des Ringes vermehren oder vermindern je nach der Breite, die man dem schwarzen Zwischenstück gibt. Man findet hierbei, dass auf die Stärke des eintretenden Contrastes das Helligkeitsverhältniss der inducirenden und der inducirten Fläche von entscheidendem Einfluss ist. Der Farbencontrast ist nämlich nach Schmerler's Versuchen unter sonst gleichen Bedingungen am stärksten, wenn beide Flächen von gleicher Helligkeit sind, und er nimmt mit Zunahme des Helligkeitsunterschiedes immer mehr ab: ein dunkler Farbenton verlangt also eine schwarzgraue, ein heller eine hellgraue Contrastfläche zur Erzielung günstiger Contrastwirkungen [1]. Abgesehen von diesem mit der Helligkeit der inducirenden Farbe wechselnden relativen gibt es aber noch ein absolutes

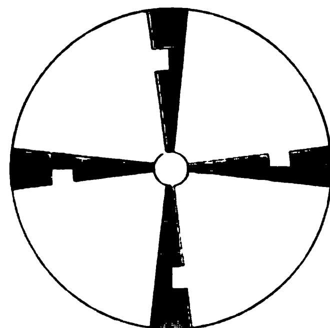


Fig. 135.

1) Schmerler, Phil. Stud., I, S. 379.

Contrastmaximum, welches bei der größten Sättigung einer Farbe und der ihr entsprechenden Helligkeit der inducirten grauen Fläche erreicht wird. Da ferner eine Farbe von einer andern um so mehr inducirt werden kann, je geringer ihre Sättigung ist, so liegt bei der wechselseitigen Induction zweier Farben das Contrastmaximum bei einer mittleren Sättigung und gleichen Helligkeit beider Farben [1]).

Auf denselben Bedingungen beruhen die Complementärfarben, welche graue Schatten auf einem farbigen Grunde zeigen. Helligkeit des Schattens und Sättigung der inducirenden Farbe stehen hierbei meistens in einem für die Erzeugung des Contrastes günstigen Verhältniss. Dahin gehört die bekannte Erscheinung, dass die Schatten in der röthlichen Beleuchtung der Abendsonne oder des Lampenlichtes grünblau gefärbt sind. In allen möglichen Contrastfarben lassen sich die Schatten hervorbringen, wenn man Sonnen- oder Lampenlicht durch gefärbte Gläser treten lässt und in dieser farbigen Beleuchtung schattengebende Objecte aufstellt [2]).

Besonders ausgeprägt treten alle diese Contrastwirkungen in den Erscheinungen des sogenannten Grenz- oder Randcontrastes hervor. Ein breiter Schatten in einer farbigen Beleuchtung erscheint an seiner Grenze gegen die letztere in deutlicher Contrastfarbe, diese nimmt aber mit der Entfernung von der Grenze allmählich ab und verschwindet endlich völlig. Wählt man bei dem MEYER'schen Versuch das untergeschobene schwarze Papier sehr groß, so zeigt es nur noch am Rand deutlichen Contrast. Am schönsten lassen sich die Erscheinungen des Randcontrastes wieder mittelst der rotirenden Scheiben herstellen [3]). Versieht man eine weiße Scheibe mit schwarzen Sectoren, deren Breite sich, wie die Fig. 136 zeigt, von innen nach außen vermindert, so müssten, wenn kein Contrast stattfände, bei der Rotation graue Ringe erscheinen, deren Helligkeit von innen nach außen abnähme, aber innerhalb eines jeden Abschnitts constant bliebe. Doch ist dies nicht der Fall, sondern jeder Ring erscheint nach innen, wo der letzte dunklere angrenzt, heller, fast weiß, nach außen, wo der nächste hellere angrenzt, dunkler. Nimmt man eine Scheibe, wie Fig. 135 (S. 525), wählt aber die

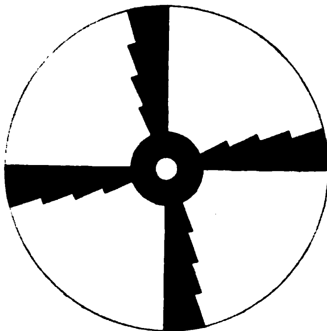


Fig. 136.

1) KIRSCHMANN, Phil. Stud. VI, S. 462 ff.
2) FECHNER, POGGENDORFF's Annalen, L, S. 438.
3) HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 413.

beiden an die schwarzen Mittelstücke anstoßenden Sectorenabschnitte von verschiedener Farbe, z. B. die inneren roth, die äußeren gelb, so erscheint bei der Drehung auch der mittlere graue Ring in verschiedenen Contrastfarben, nach innen nämlich grünblau, nach außen violett. Dieselbe Erscheinung lässt sich noch in der mannigfachsten Weise variiren: immer erscheint der Contrast da am deutlichsten, wo die Helligkeit oder der Farbenton rasch sich ändert; Contrastwirkungen in entgegengesetztem Sinne lassen sich daher nahe neben einander hervorbringen, wenn man Helligkeit oder Farbenton in nahen Abständen in entgegengesetztem Sinne sich ändern lässt. Auch an Nachbildern lassen sich, wie Hering gezeigt hat, solche Randwirkungen beobachten[1]. Die Nachbilder eignen sich dazu, ähnlich wie die Mischungen an rotirenden Scheiben, wegen der geringen Helligkeits- und Sättigungsgrade, die ihnen, so lange sich nicht starke Contrastwirkungen geltend machen, zukommen; wir haben aber oben (S. 526) gesehen, dass für die wechselseitige Induction zweier Eindrücke mäßige Helligkeitsstufen am günstigsten sind. Erzeugt man nun z. B. von zwei nahe bei einander befindlichen hellen Scheiben auf dunklerem Grunde ein negatives Nachbild, so sieht man zwei dunkle Scheiben, deren jede von einem hellen Lichthof umgeben ist, und an der Stelle, wo die beiden Lichthöfe sich decken, empfindet man verstärkte Helligkeit. Das negative Nachbild des in Fig. 137 dargestellten Quadrates besteht aus einem weißen Rechteck rechts und einem schwarzen links mit einer durch den Randcontrast erzeugten Grenzzone von verstärktem Helligkeitsunterschied. Außerdem aber erscheint das Nachbild des schwarzen Querstreifens von intensiverer Helligkeit, indem hier der Contrast gegen zwei begrenzende dunkle Nachbilder zur Geltung kommt. Verdunkelt man endlich diese Nachbilder noch weiter durch Projection auf einen schwarzen Hintergrund, so wird der weiße Nachbildstreifen noch mehr in seiner Helligkeit gehoben. Alle diese Versuche, die sich mannigfach variiren lassen, zeigen, dass die Stärke des Contrastes erstens von der räumlichen Nähe der contrastirenden Eindrücke abhängt, dass sie zweitens zunimmt mit der Häufung der inducirenden Einflüsse, und dass sie endlich für bestimmte mäßige Helligkeitsverhältnisse der Eindrücke günstiger ist als für andere. Die letztere Bedingung ist auch offenbar die Ursache,

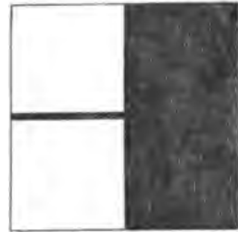


Fig. 137.

---

1) Hering, Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl. 3. Abth. LXVI u. LXVIII. Auch separat erschienen u. d. T.: Zur Lehre vom Lichtsinn. 1.—3. Mittheilung.

dass, wie HERING bemerkte, die Contraste bei Nachbildern in bestimmten Phasen des Abklingens stärker sind als in andern[1].

Während es sich in den vorstehenden Beobachtungen überall darum handelte, der inducirenden Wirkung über den Einfluss sonstiger Lichteindrücke möglichst das Uebergewicht zu verschaffen, so lassen sich nun aber leicht auch Bedingungen herstellen, bei denen durch geeignete Modification des Versuchs die unmittelbare Induction ganz zum Verschwinden kommt oder abwechselnd bald verschwindet bald hervortritt. Klebt man ein graues Papierstückchen auf eine farbige Glasplatte oder auf ein gefärbtes Papier, so erscheint das graue Papier in der Nähe betrachtet oft kaum in einem Anflug der Contrastfarbe. Ebenso kann in MEYER's Versuch (S. 423 f.) bei fester Fixation der Grenze beider Objecte die Contrastfarbe der bedeckten farblosen Stelle verschwinden. Begibt man sich dagegen in größere Entfernung, damit die scharfe Begrenzung aufhöre, so tritt die Contrastfarbe deutlich hervor. Hieran trägt die eintretende Verkleinerung des Netzhautbildes nicht die Schuld, wie man sich bei wechselnder Größe des aufgeklebten Papierstücks leicht überzeugen kann. Demnach wird in diesem Versuch der Contrast der in Folge des untergelegten schwarzen Papierstücks farblosen Stelle zu ihrer Umgebung offenbar dadurch verstärkt, dass das bedeckende durchscheinende Briefpapier zugleich die Conturen undeutlicher macht. Wenn durch straffes Anziehen des Briefpapieres die Conturen mehr hervortreten, so vermindert sich in der That der Contrast, und er hört fast ganz auf, wenn man auf dem Briefpapier, welches die farbige Fläche sammt contrastirendem Fleck bedeckt, eine Grenzlinie um diesen zieht. Bei Betrachtung aus größerer Ferne tritt er aber in allen diesen Fällen wieder hervor, indem hierbei die Begrenzung undeutlicher wird; und das nämliche tritt ein, wenn man durch eine Convexlinse die genaue Accommodation unmöglich macht[2]. Aehnlich können bei den Versuchen am Farbenkreisel schwache Contrastwirkungen verschwinden, wenn man die Stellen, an denen sich die contrastirenden Theile der Scheibe berühren, durch eine Linie begrenzt, wenn man also in Fig. 135 an den gegen das schwarze Mittelstück gerichteten Sectorenabschnitten schwarze Kreislinien zieht, oder wenn man in Fig. 136 alle einzelnen Sectorenabschnitte durch schwarze Kreislinien von einander trennt[3]. Endlich kann der Contrast

---

1) Weitere Versuche, welche den obigen ähnlich sind, siehe bei MACH, Sitzungsber. der Wiener Akad., LII, S. 303, LIV, S. 393, und Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, II. S. 38.

2) HERING, PFLÜGER's Arch. XLI, S. 12 ff.

3) HELMHOLTZ a. a. O. S. 410; HERING a. a. O. S. 19 ff.

noch vermindert oder unter günstigen Umständen ganz aufgehoben werden, wenn man zu der inducirenden Farbe die Wirkung eines dem reagirenden Object in seiner Lichtbeschaffenheit völlig gleichen Eindrucks hinzutreten lässt. Stellt man z. B. bei der Ausführung des MEYER'schen Versuchs ein graues Papierstückchen her, welches dem auf der farbigen Unterlage befindlichen Grau, das in der Contrastfarbe erscheint, vollkommen gleich ist, so tritt eine plötzliche Abnahme in der Sättigung der Contrastfarbe ein, sobald jenes Papierstückchen dicht neben die inducirte Fläche gehalten wird [1]).

Wie die Nachbilderscheinungen bei monocularer Reizung nicht auf das gereizte Auge beschränkt bleiben, sondern als Reflexempfindungen auf das nicht gereizte übergreifen, so lässt sich auch binocularer Contrast beobachten, der in seinen Erscheinungen ganz dem auf einer einzigen Netzhaut erzeugten gleicht, mit dem Unterschiede, dass die inducirende Empfindung dem einen, die inducirte dem andern Auge angehört. Da diese Erscheinungen mit den sonstigen Functionen des binocularen Sehens in nahem Zusammenhange stehen, so werden wir sie an einer späteren Stelle erörtern [2]). Hier sei nur hervorgehoben, dass dieselben, entsprechend dem allgemeinen Charakter des Contrastes, auf centralere Verbindungen zwischen den empfindenden Flächen beider Augen hinweisen, als die sie begleitenden und oft schwer von ihnen zu trennenden binocularen Nachbilderscheinungen [3]). Wie wir als die wahrscheinlichen Uebertragungsstellen für die letzteren die Mittelhirncentren betrachten konnten, so werden vielleicht als die Ursprungsstätten der im binocularen Contrast zu Tage tretenden Wechselbeziehungen beider Netzhäute die Großhirnendigungen der Opticusbahnen (Fig. 56 S. 130) anzusprechen sein.

Die Theorie der Lichtempfindungen hat von den sämmtlichen Erscheinungen Rechenschaft zu geben, die wir kennen lernten. Sie hat also insbesondere zu erklären: 1) die subjectiven Beziehungen der Lichtqualitäten, wie sie in der geschlossenen Gestalt der Farbencurve und in dem Uebergang aller Farbentöne ins Farblose ihren Ausdruck finden, 2) das Mischungsgesetz, welches auf die drei Grundfarben zurückführt, 3) die Verhältnisse des Verlaufs der Lichterregung, die in den Nachbildern hervortreten, und endlich 4) die eigenthümlichen Erscheinungen der Wechselwirkung gleichzeitiger Lichterregungen, die bei den Contrasterscheinungen beobachtet werden. Die Lösung dieser theoretischen Aufgabe ist in erster Linie eine physiologische, aber da den physiologischen

1) HELMHOLTZ a. a. O. S. 411.
2) Vgl. Abschn. III, Cap. XIII.
3) E. B. TITCHENER, Phil. Stud. VIII, S. 308 f. Siehe oben S. 517.

Vorgängen in diesem Fall durchgängig bestimmte Bewusstseinsphänomene entsprechen, so kann sich auch die Psychologie ihrer Erörterung nicht entziehen. Die aufgestellten Hypothesen sind jedoch meistens einseitig von einer der soeben hervorgehobenen vier Gruppen von Erscheinungen ausgegangen, und es ist daher begreiflich, dass keine derselben zur Erklärung des ganzen Gebietes vollständig zureicht.

Zunächst hat die subjective Verwandtschaft der beiden Endfarben des Spektrums die Aufmerksamkeit gefesselt, und es wurde daher schon von Newton[1]) diese Verwandtschaft in Analogie gebracht mit der Beziehung des Grundtons zu seiner Octave, eine Beziehung, welche späterhin noch darin eine Stütze zu finden schien, dass die Undulationstheorie für das Violett nahezu die doppelte Anzahl Schwingungen annehmen ließ als für das Roth[2]). Obgleich nun aber der Versuch, diese Analogie auch auf die zwischenliegenden Farbenintervalle auszudehnen, nicht durchführbar ist[3]), und überhaupt vermöge der völligen Verschiedenheit der Reizungsvorgänge in beiden Sinnesorganen die nöthige Grundlage einer solchen Vergleichung fehlt, so lässt sich immerhin nicht bestreiten, dass der Beziehung jener subjectiven Verwandtschaft der rothen und violetten Farbe auf die Schwingungsverhältnisse des objectiven Lichtes eine gewisse Wahrheit zukommen könnte. Von dem photochemischen Reizungsvorgang, den wir voraussetzen, müssen wir jedenfalls annehmen, dass er mit der Annäherung an die doppelte Schwingungszahl wieder derjenigen Beschaffenheit ähnlich wird, die er bei den längsten Lichtwellen besitzt. Bei der sonstigen durchgreifenden Verschiedenheit der Ton- und Farbenerregung lässt sich aber diese eine Analogie zu keinerlei weiteren Schlüssen benutzen.

Um so näher liegt es, zu diesem Zweck gerade auf jene Erscheinungen zurückzugreifen, in denen die Verschiedenheit der Klang- und Lichtempfindungen vorzugsweise zu Tage tritt, auf die Mischungserscheinungen. Dies geschieht in der Young-Helmholtz'schen Hypothese, welche alle Lichtempfindungen auf drei den Grundfarben entsprechende Grundempfindungen zurückführt. Für das Wesen dieser Hypothese ist es gleichgültig, ob man die drei Grundempfindungen an die specifische Energie dreier Nervenfaserclassen oder an verschiedene Elemente der Netzhaut

1) Newton, Optice, lib. I, pars II.
2) Vgl. S. 483 Anm. 2.
3) Nach Unger (Poggendorff's Annalen, LXXXVII, S. 121) bilden Roth, Grün und Violett einen dem Duraccord gleichenden consonanten Dreiklang. Die von Drobisch (Abhandl. der sächs. Ges. der Wiss., IV, S. 107) ausgeführte Berechnung stimmt aber damit nicht überein, da nach derselben ungefähr die Quarte, welche eine entschieden weniger vollkommene Consonanz als die Quinte ist, dem Verhältniss der Contrastfarben entspricht (ebend. S. 119). Dabei hat sich Drobisch außerdem genöthigt gesehen, um die Analogie zwischen Ton- und Farbenreihe überhaupt herstellen zu können, die Verhältnisszahlen der Lichtschwingungen auf eine gebrochene Potenz zu erheben.

oder endlich an verschiedene Sehstoffe gebunden denkt. Allen diesen Vorstellungen ist die Annahme gemeinsam, dass aus nur drei specifisch verschiedenen physiologischen Processen alle Lichtempfindungen entstehen. Insofern man nun an der überall auch im Gebiet der Sinneslehre sich bestätigenden Voraussetzung festhält, dass den Differenzen der psychischen Vorgänge solche der physischen parallel gehen müssen, ist eine solche Annahme an und für sich unmöglich. Die Empfindung Gelb ist keine Mischung von Roth und Grün, Weiß ist keine Mischung von Roth, Grün und Violett u. s. w., also ist auch die Young'sche Hypothese mindestens in der ihr gewöhnlich gegebenen Form unhaltbar. Indem diese Hypothese die physikalischen Bedingungen, die zur Hervorbringung aller Lichtempfindungen genügen, unmittelbar in physiologische Bedingungen umsetzt, gibt sie über die subjectiven Eigenschaften der Licht- und Farbenempfindung, über die Eigenthümlichkeit der farblosen Empfindung, über die Verwandtschaft der Anfangs- und Endfarbe des Spektrums, gar keine Rechenschaft. Daraus dass objectives Roth, Grün und Violett zur Erzeugung aller Lichtqualitäten genügen, dürfen wir offenbar noch nicht folgern, dass auch nur drei physiologische Vorgänge bei aller Licht- und Farbenempfindung existiren, sondern wir müssen, da die qualitativen Empfindungen, die durch jene drei objectiven Farben und ihre Mischungen hervorgebracht werden, sehr mannigfaltig sind, im Gegentheil schließen, dass die physiologischen Effecte, welche aus den quantitativen Mischungsverhältnissen der drei Grundfarben hervorgehen, qualitativ sehr verschiedener Art sind. Auch die Erscheinungen der Farbenblindheit sind nicht in dem Sinne beweiskräftig, wie man geglaubt hat. Die totale Farbenblindheit, wie sie normaler Weise auf den seitlichsten Theilen, in einzelnen Fällen aber auf der ganzen Netzhaut oder an bestimmten centralen Theilen derselben vorkommt, ist nach der Young'schen Hypothese völlig unverständlich; denn es lässt sich nur eine Anordnung der Nervenfasern, Netzhautelemente oder Sehstoffe denken, bei welcher die Beschaffenheit des objectiven Lichtes für die Empfindung gleichgültig wird: dies müsste dann geschehen, wenn nur eine Art von Elementen vorhanden wäre. Nun könnte man zwar nöthigenfalls behaupten, dass ein total Farbenblinder in Wahrheit alles entweder roth oder grün oder violett sehe; bei der excentrischen sowie bei der einseitigen und der circumscripten pathologischen Farbenblindheit, bei denen die Vergleichung mit den normalen Empfindungen möglich ist, lässt jedoch diese Ausflucht im Stich. Auch die Thatsache, dass bei der Roth- oder Grünblindheit ein zwischen Roth oder Grün gelegener Streifen des Spektrums farblos erscheint, und dass in diesen Fällen das weiße Licht weiß und nicht farbig gesehen wird, wie abermals die Fälle monocularer Farbenblindheit zeigen, ist mit der Young'schen

Hypothese unvereinbar. Weiterhin beweisen die Erscheinungen der partiellen Farbenblindheit, dass eine relative Unempfindlichkeit für einzelne Wellenlängen in jedem Theil des Spektrums vorkommen kann, und dass von den drei Grundfarben höchstens Roth und allenfalls noch Grün, keineswegs aber Violett vor den andern Farben sich auszeichnen. Dazu kommt, dass selbst bei den gewöhnlichen Roth- und Grünblinden beträchtliche Verschiedenheiten in der Ausdehnung und Lage der nicht empfundenen Strahlen vorkommen, wie dies die variable Beschaffenheit der sogenannten Farbengleichungen bei Farbenblinden einer und derselben Classe und häufig auch die Lage der neutralen, d. h. relativ oder absolut farblosen Stelle im Spektrum zeigt. Wenn immerhin, in diesem einigermaßen variablen Sinne genommen, Roth- und Grünblindheit theils jede isolirt, theils beide vereinigt ein Uebergewicht erkennen lassen, so steht dies vielleicht damit in Zusammenhang, dass im Roth ein absolutes, im Grün ein relatives Minimum der Unterschiedsempfindlichkeit vorhanden ist, und dass beide verhältnissmäßig breite Strecken im Dispersionsspektrum einnehmen. Ueberdies spielt bei dieser Bevorzugung offenbar die Neigung, an Stelle der Uebergangsfarben die Namen der nächstliegenden Hauptfarben zu wählen, eine täuschende Rolle. Es ist sehr zweifelhaft, ob z. B. die Grünblindheit wirklich die ihr zugeschriebene Bedeutung besäße, wenn man sich nicht gewöhnt hätte, Gelbgrün und Blaugrün ebenfalls Grün zu nennen [1]).

Indem Hering dem Hauptmangel der Young-Helmholtz'schen Hypothese, dass dieselbe das Zustandekommen der meisten von den Grundfarben verschiedenen Empfindungen überhaupt nicht erklärt, abzuhelfen suchte [2]), stellte er eine neue Hypothese auf, welche gleichzeitig den subjectiven Bedingungen der Empfindung und den Forderungen des Mischungsgesetzes gerecht werden sollte. Diese Hypothese bringt zunächst die vier früher bezeichneten Hauptfarben, Roth, Gelb, Grün und Blau, zur Geltung, indem sie annimmt, je zwei am Farbenkreis einander gegenüberliegenden dieser Farben, also einerseits dem Roth und Grün, anderseits dem Gelb und Blau, und außerdem dem Schwarz und Weiß, welche ähnliche qualitative Gegensätze sein sollen, entspreche ein specifischer Sehstoff. In jedem dieser Sehstoffe sollen dann wieder zwei entgegengesetzte Processe

1) Vgl. hierzu meine näheren Ausführungen Phil. Stud. IV, S. 328 ff.

2) Ich darf wohl bemerken, dass dieser Mangel schon vor dem Erscheinen der Hering'schen Arbeiten in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 388) hervorgehoben wurde. Zugleich habe ich damals schon, von der Voraussetzung ausgehend, dass gleichen Empfindungen gleiche und verschiedenen verschiedene Nervenprocesse zu Grunde liegen, den Versuch gemacht, eine Theorie der Lichtempfindungen zu entwickeln, welche von der unten vorgetragenen nur in dem einen Punkte abweicht, dass in jener die farblose Erregung noch als die Resultante einander entgegenwirkender Processe betrachtet wurde.

vorkommen, den Gegensätzen von Weiß und Schwarz, Gelb und Blau, Roth und Grün entsprechend. Entgegengesetzte farbige Erregungen sollen ferner sich aufheben, so dass allein eine farblose Erregung, welche alle andern Processe begleitet, bestehen bleibt; nur Weiß und Schwarz sollen statt dessen eine mittlere Empfindung, das Grau, hervorbringen[1]. Indem in dieser Weise die Hypothese Hering's, deren Anwendung auf die Nachbilder und Contrasterscheinungen sich leicht übersehen lässt, die aus verschiedenen Bedürfnissen hervorgegangenen Begriffe der Hauptfarben und der Grundfarben einander gleichsetzt, geräth sie zunächst in Conflict mit den Thatsachen [des Mischungsgesetzes. Nicht Roth und Grün, sondern Purpur und Grün sind einander complementär; niemals lassen sich aus den vier Hauptfarben alle Farbenempfindungen herstellen, sondern das spektrale Violett ist auf diesem Wege nicht hervorzubringen; anderseits lässt sich das spektrale Gelb annähernd aus Roth und Grün erzeugen. Jede Rothblindheit müsste ferner zugleich Grünblindheit, jede Blau- zugleich Gelbblindheit sein, während doch in Wirklichkeit beide getrennt von einander vorkommen können. Ueberdies gilt das oben hinsichtlich des Vorkommens der Unempfindlichkeit für alle möglichen Wellenlängen bemerkte auch gegenüber dieser Theorie. Darin jedoch wird man der letzteren Recht geben müssen, dass aus der Mischung irgend welcher Farbenempfindungen niemals die Empfindung des Farblosen abgeleitet werden kann, und dass also diese höchst wahrscheinlich von physiologischen Processen eigenthümlicher Art begleitet sein wird.

In der That findet nun diese Forderung, abgesehen von dem allgemeinen Princip, welches für jeden specifisch verschiedenen Empfindungsvorgang eine entsprechende physische Unterlage verlangt, vor allem schon in zwei Thatsachen des normalen Sehens ihre Stütze: erstens in der bereits hervorgehobenen totalen Farbenblindheit der seitlichsten Theile der Netzhaut, und zweitens in der Eigenschaft jeder Farbenempfindung bei hinreichender Ab- oder Zunahme der Reizstärke in eine farblose Empfindung überzugehen oder sich ihr zu nähern. Insbesondere die letztere Erscheinung nöthigt uns vorauszusetzen, dass der physiologische Vorgang der farblosen Lichterregung überhaupt bei jeder Lichtreizung vorhanden sei, und dass sich derselbe nur unter besonderen Bedingungen, bei Beschränkung des Reizes auf bestimmte Wellenlängen und auf gewisse mittlere Intensitäten, zugleich mit der farbigen Lichtreizung verbinde. Die farblose Lichtempfindung gleicht in dieser Beziehung der Geräuschempfindung; nur ist die letztere wegen der analysirenden Fähigkeit des Ohres stets unmittelbar als eine von dem

---

1) Hering, Zur Lehre vom Lichtsinn, 4. und 5. Mittheilurg. Ueber spätere Zusätze zu dieser Theorie vgl. Wiener Sitzungsber., 3, XCVIII, 1889.

Klang verschiedene Empfindung wahrzunehmen. Doch besteht eine weitere Analogie beider darin, dass auch die Farbenempfindung höchst wahrscheinlich Product einer Entwicklung ist, indem die unvollkommeneren Sehorgane wohl nur zur Unterscheidung von Helligkeitsgraden geeignet sind, ebenso wie auch den seitlichsten Regionen der menschlichen Netzhaut die Farbenempfindung fehlt.

Für die Theorie der farbigen Lichterregung kommt nun, bei unserer geringen directen Kenntniss der Netzhautvorgänge, hauptsächlich 1) die Verwandtschaft der Anfangs- und Endfarbe des Spektrums und 2) die ebenfalls aus der Empfindung bekannte Thatsache in Betracht, dass je zwei Wellenlängen von hinreichender Verschiedenheit sich in Bezug auf die farbige Erregung compensiren, so dass nur die alle Lichtreizungen begleitende farblose Erregung zurückbleibt. Beide Thatsachen lassen sich insofern in einen gewissen Zusammenhang bringen, als aus der subjectiven Verwandtschaft von Roth und Violett auf die Aehnlichkeit der entsprechenden Erregungsvorgänge zu schließen ist, und als daher von vornherein erwartet werden muss, dass diejenigen Wellenlängen, die sich in Bezug auf farbige Erregung compensiren, in der nach der subjectiven Verwandtschaft der Farben entworfenen geschlossenen Farbenlinie einer maximalen Entfernung der Empfindungen entsprechen werden. Nimmt man hierzu die weitere Thatsache, dass verschiedene Wellenlängen von geringerer Schwingungsdifferenz zusammen eine Lichterregung von gleicher Beschaffenheit wie die zwischen ihnen liegende einfache Wellenlänge hervorbringen, so folgt daraus ohne weiteres das Mischungsgesetz.

Fragt man nun aber ferner, ob diese Data dazu nöthigen, in ähnlichem Sinne eine Mehrheit specifisch verschiedener Erregungsprocesse vorauszusetzen, wie die farblose Lichterregung als eine von der chromatischen verschiedene, wenn auch im allgemeinen mit ihr verbundene anzuerkennen ist, so muss diese Frage, wie ich glaube, mit n e i n beantwortet werden. Das M i s c h u n g s g e s e t z ist, wie schon angedeutet wurde, vollständig mit der jedenfalls nächstliegenden Annahme vereinbar, dass die chromatische Reizung eine in sehr kleinen, für uns nicht näher nachzuweisenden, A b s t u f u n g e n veränderliche Function der Wellenlänge des objectiven Lichtes, und dass mit jeder chromatischen zugleich eine achromatische Reizung verbunden sei. Auch die Erscheinungen der F a r b e n b l i n d h e i t fügen sich durchaus dieser Voraussetzung, während sie aus der Annahme von drei oder vier Grundempfindungen thatsächlich n i c h t erklärt werden können und daher nur dadurch s c h e i n b a r erklärt zu werden pflegen. dass man gewisse Hauptformen allein berücksichtigt und alle übrigen entweder vernachlässigt oder auf nebenhergehende Modificationen der normalen Farbenempfindlichkeit (z. B. auf sogenannte »unvollkommene Tri-

chromasie«) zurückführt. Ebenso wenig lässt sich aus der Unterscheidung der vier Hauptfarben ein Argument für die Existenz specifisch verschiedener Sehstoffe oder Erregungsprocesse entnehmen. Gehen wir davon aus, dass die Hauptfarben diejenigen Farbenpaare sind, deren subjective Verschiedenheit ein Maximum ist, so wird die relative Lage derselben abermals durch die Verwandtschaft der beiden Endfarben des Spektrums bestimmt, während auf ihre absolute Lage ursprünglich gewisse Naturanschauungen und dann die an diese sich anlehnenden Bezeichnungen der Sprache einen wesentlichen Einfluss ausgeübt haben (vgl. oben S. 487 f.). Hätten wir uns daran gewöhnt Purpur und Orange als Hauptfarben anzusehen, so würde Niemand sich bedenken dem Roth die Rolle einer Zwischenfarbe zwischen beiden zuzuschreiben. Die Maler, welche aus blauen und gelben Pigmenten das Grün mischen, sind geneigt letzteres als eine Zwischenfarbe anzusehen, während die Physiologen in ihm eine Hauptfarbe erkennen. Der Begriff der Hauptfarbe hat also nur insofern eine Bedeutung, als er gewisse relative Unterschiedsmaxima innerhalb der in sich geschlossenen Farbencurve andeutet. Mit den complementären Farben fallen dieselben zwar nahezu, aber nicht vollständig zusammen, und zwar findet die Abweichung stets in dem Sinne statt, dass die Complementärfarben etwas weiter als die einander entgegengesetzten Hauptfarben von einander entfernt sind. Wahrscheinlich wird diese Abweichung ebenfalls durch jenen Einfluss bestimmter Naturobjecte veranlasst, welcher die Wahl der vier Hauptfarben bestimmt hat. Denn es ist nicht zu übersehen, dass das subjective Maß der Unterschiede unserer Lichtempfindung ein sehr unsicheres ist. Schwerlich möchte in der That Jemand im Stande sein zu entscheiden, ob Purpur und Grün subjectiv verschiedener seien als Roth und Grün. Um so weniger sind wir berechtigt, die bei der Farbenmischung in Bezug auf die compensirende Wirkung der Farben erhaltenen Resultate durch die conventionellen vier Hauptfarben zu berichtigen.

Die Grundzüge der hier entwickelten Theorie, welche im Gegensatze zu den beiden vorhin erörterten Componententheorien (der Young-Helmholtz'schen und der Hering'schen) als Stufentheorie oder auch als Periodicitätstheorie bezeichnet werden kann, lassen sich hiernach in folgenden Sätzen festhalten: 1) Abgesehen von jeder äußeren Lichtreizung und von allen dieser äquivalent wirkenden Reizen, wie Druck, Elektricität u. dgl., befindet sich die Netzhaut in dem Zustande einer inneren Dauererregung, welche als constant vorausgesetzt werden kann. Ihr entspricht die Empfindung des Schwarz, welche theils die Lichtreize begleitet und dann den qualitativen Eindruck des größeren oder geringeren Dunkels bestimmt, theils bei dem Wegfall anderer Reize

allein zurückbleibt. 2) Durch jede äußere Netzhauterregung werden zwei verschiedene Reizungsvorgänge ausgelöst, ein chromatischer und ein achromatischer. Die chromatische Reizung ist eine Function der Wellenlänge des Lichtes und der Amplitude der Schwingungen; mit der Wellenlänge ändert sich der Farbenton, mit der Amplitude die Sättigung der Farbenempfindung. Die achromatische Reizung ist hauptsächlich von der Amplitude der Schwingungen, in geringerem Grade aber außerdem ebenfalls von der Wellenlänge abhängig, indem sie, auf gleiche objective Energiewerthe bezogen, zuerst von Roth bis Grün zu- und dann gegen das Ende des Spektrums abnimmt. 3) Bei einer und derselben Wellenlänge folgen beide Erregungen, die chromatische und die achromatische, bei wachsender Lichtstärke verschiedenen Gesetzen, indem die achromatische Erregung schon bei schwächeren Reizen beginnt und zunächst die chromatische Reizung an Intensität übertrifft. Bei mittleren Lichtreizen nimmt sodann die relative Stärke der chromatischen Erregung zu, um bei den intensivsten abermals der achromatischen das Uebergewicht zu lassen. 4) Die chromatische Erregung besteht in einem multiformen photochemischen Vorgang, der mit der Wellenlänge stufenweise veränderlich ist, indem er zugleich eine annähernd periodische Function der Wellenlänge darstellt, da die äußersten Unterschiede der letzteren einander ähnliche Wirkungen hervorbringen, während die Wirkungen gewisser zwischenliegender Unterschiede in der Weise entgegengesetzt sind, dass sie sich, analog wie entgegengesetzte Phasen eines Bewegungsvorganges, vollständig compensiren können. Die achromatische Erregung besteht in einem uniformen photochemischen Vorgang, der sich bei wechselnder Wellenlänge in seiner Intensität, nicht aber in seiner sonstigen Beschaffenheit ändern kann, und der in seinen Abstufungen überall den Veränderungen der Lichtstärke parallel geht. 5) Jeder photochemische Erregungsvorgang überdauert eine gewisse Zeit die Reizung und erschöpft die Erregbarkeit der Sinnessubstanz für den stattgefundenen Reiz. Aus der unmittelbaren Nachwirkung der Reizung erklärt sich das positive und gleichfarbige, aus der Erschöpfuug das negative und complementäre Nachbild. 6) Nach kurzdauernder Lichtreizung zeigen diese entgegengesetzten Processe, gemäß den allgemeinen Gesetzen der Nervenerregung, einen oscillirenden Verlauf, indem der die Erholung begleitende Vorgang eine neue der ursprünglichen gleiche Erregung erzeugt, die dann abermals Ermüdung hervorruft, u. s. w. Aus diesem periodisch wechselnden Ueberwiegen der Ermüdungs- und Erholungsvorgänge erklärt sich das oscillatorische Abklingen der Nachbilder. 7) Die Geschwindigkeit, mit der die chromatische Erregung nach einem momentanen Reize ansteigt und wieder sinkt, ist mit der Wellenlänge stetig veränderlich, indem bei den brechbareren

Farben die Erregung langsamer ansteigt, im ganzen aber auch langsamer wieder abnimmt als bei den minder brechbaren. Hieraus erklärt sich der unter gewissen Bedingungen zu beobachtende Farbenwechsel beim Abklingen der Nachbilder.

Die in Fig. 138 gegebene graphische Darstellung erläutert die hier vorausgesetzte allgemeine Abhängigkeit der beiden Erregungsvorgänge von der Schwingungsamplitude. Die wachsenden Größen der letzteren bei irgend einer monochromatischen Reizung werden durch die auf $a\,x$ abgemessenen Abscissen versinnlicht. Wir setzen der Einfachheit wegen voraus, die achromatische Erregung wachse von der Reizschwelle b an proportional der Lichtstärke, sie werde also durch die Gerade bw dargestellt. Dann liegt zunächst, da die schwächsten Reize nur farblose Erregung verursachen, die Schwelle der chromatischen Reizung bei einer etwas größeren Lichtstärke c. Von da an wird das weitere Wachsthum der chromatischen Reizung durch die Curve cr dargestellt, die anfangs sehr schnell ansteigt, dann aber bald einem Maximum zustrebt, von dem an sie, bei fortan wachsender achromatischer Reizung, etwa der Abscissenlinie parallel bleibt. Die Abhängigkeit der Sättigung von der Reizstärke findet demzufolge in der unterbrochen gezeichneten Curve cms ihren Ausdruck, welche von Null ansteigt, bei m ihren Höhepunkt erreicht, von wo an sie wieder sinkt, um bei den größten Lichtstärken abermals dem Werthe Null nahezukommen. Denkt man sich nun weiterhin die Abscissenlinie $a\,x$ als die Axe eines Polarcoordinatensystems im Raume, indem man sich die Ebene ayx um $a\,x$ als Axe gedreht denkt, und lässt man die Drehungswinkel mit den Wellenlängen des monochromatischen Lichtes zunehmen, so erhält man zwei Scharen von Curven bw und cr, die nach der Drehung um 360° zwei Kegeloberflächen bilden würden, deren verticale Durchschnitte das Dreieck bww' und das Curvenpaar crr'

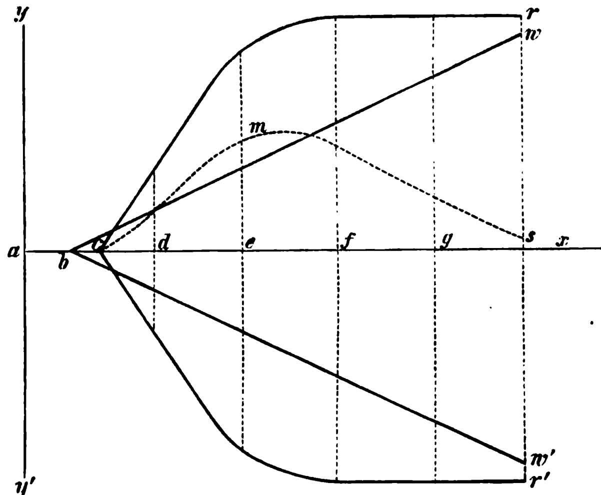


Fig. 138.

darstellen. Auf einem zur Axe *ax* senkrechten Querdurchschnitt wird der zu *bww'* gehörige Kegel nur gleichförmig farbloses Licht, bei *ww'* das hellste, bei *b* das dunkelste Weiß enthalten, der Gleichförmigkeit der achromatischen Reizung bei verschiedenen Wellenlängen entsprechend; der Kegel *crr'* dagegen wird auf seinem Querdurchschnitt ein Farbenkreis sein, in welchem die Farben in der in Fig. 127 (S. 186) dargestellten Reihenfolge und in solchem Abstande auf einander folgen, dass complementäre Farben einen Winkel von 180° mit einander bilden. Angenommen z. B., *bw* und *cr* bezeichneten die beiden Componenten der Reizung durch rothes Licht, so würden *bw'* und *cr'* die entsprechenden Componenten für Grünblau bedeuten. Wirken beide in gleicher Stärke, so werden nun *bw* und *bw'* als gleichartige Componenten sich addiren, *cr* und *cr'* aber als entgegengesetzte sich aufheben, so dass bloß eine farblose Erregung zurückbleibt. Selbstverständlich muss übrigens auch hier wieder das Intervall zwischen Roth und Violett durch die Mischung dieser Endfarben ausgefüllt werden, wenn man die volle Periode von 360° erhalten will [1]).

Nur ein Gebiet von Erscheinungen bedarf außer diesen Annahmen noch weiterer Voraussetzungen: die Contrasterscheinungen. Bei ihnen weisen zahlreiche Thatsachen darauf hin, dass sie aus den Erregungsvorgängen in den peripherischen Sinnesapparaten nicht vollständig erklärt werden können. Gleichwohl hat es auch hier an solchen Versuchen nicht gefehlt, da sie als der nächstliegende Weg erschienen, den Contrast in den Rahmen der sonstigen Gesetze der Lichtempfindungen einzufügen. Demgemäß nahmen Plateau und in neuerer Zeit Hering an, jede Reizung einer Netzhautstelle setze in den benachbarten Netzhauttheilen die Erregbarkeit für den gleichen Reiz herab und veranlasse zugleich einen entgegengesetzten Erregungsvorgang. Man betrachtete also den Contrast als eine Art Irradiationserscheinung. Diese Auffassung lässt aber eine Menge eigenthümlicher Veränderungen der Contrastphänomene, die wir oben kennen lernten, völlig unerklärt, und außerdem steht sie mit den Thatsachen in Widerspruch. Namentlich müsste man, wenn eine derartige antagonistische Irradiation der Reizung stattfände, erwarten, dass stets mit der Intensität des inducirenden Reizes die Stärke der Contrastwirkung zunehme. Dies ist aber, wie wir erfahren haben, durchaus nicht der Fall, sondern es ist im Gegentheil der Contrast von dem Verhältniss der auf einander wirkenden Objecte abhängig, so dass z. B. eine Fläche von geringer Helligkeit dann den stärksten Contrasteinfluss erfährt, wenn

1) Vgl. zu dem Vorangegangenen meine Abhandlung: Die Empfindung des Lichts und der Farben, Phil. Stud. IV, S. 311 ff.

auch der inducirende Reiz von geringer Helligkeit ist. Wäre ferner die Irradiationserklärung richtig, so müsste, wenn man an der rotirenden Scheibe (Fig. 135) die äußern und innern Sectoren von complementärem Farbenton, also z. B. die einen purpur, die andern grün, wählt, der mittlere Ring ebenso grau erscheinen wie beim Hinwegfallen der inducirenden Farben. Letzteres ist aber nicht der Fall, sondern entweder bleiben die Contrastfarben als getrennte farbige Ringe sichtbar, die unmittelbar an einander stoßen, oder, wenn man den grauen Ring sehr schmal nimmt, so greifen die Contrastfarben über einander, während der Ring selbst bald farblos bald schwach gefärbt, immer aber zugleich durchsichtig erscheint, so als wenn die eine Farbe in der andern gespiegelt würde [1]).

Da sich sonach eine physiologische Ableitung aus den Verhältnissen der Netzhauterregung bei einer unbefangenen Prüfung der Contrasterscheinungen als unzulässig erweist, so nahm Helmholtz zu einer psychologischen oder vielmehr logischen Erklärung seine Zuflucht und fasste sie als Urtheilstäuschungen auf. Nach dieser Ansicht soll nicht die Empfindung selbst, sondern nur das Urtheil über die Empfindungen durch den Contrast verändert werden. Nun lehren aber die Contrasterscheinungen, dass wir ein absolutes Maß bei unserer Empfindung der Lichtqualitäten gar nicht besitzen, und dass es also auch weder eine absolut richtige noch überhaupt eine für einen gegebenen Reiz bei gleicher Reizbarkeit der gereizten Stelle absolut constante Empfindung gibt. Farben und Helligkeiten empfinden wir zunächst nur in Relation zu einander. Ein Farbenton erscheint um so gesättigter, in je größerem Gegensatz er sich zu andern Farbeneindrücken befindet. Die relativ größte Sättigung hat er daher dann, wenn er im Verhältniss zu seiner Contrastfarbe bestimmt wird. Den geringsten Sättigungsgrad, d. h. das weiße Licht, empfinden wir, falls gleichzeitig andere Farbeneindrücke stattfinden, immer noch in einem gewissen Grade der Sättigung, also in der Contrastfarbe

1) Damit man bei der Trennung der inducirenden Farben durch einen schmalen Ring von einigen mm Breite diese Erscheinungen deutlich erhalte, wählt man am besten die relativen Helligkeiten so, dass möglichst wenig Helligkeitscontrast entsteht. Nimmt man dann z. B. außen Purpur, innen Grün, so erscheint durch das Uebergreifen der Contrastwirkungen der graue Ring außen von einem tief purpurrothen, innen von einem tief grünen Ring begrenzt. Zwischen diesen beiden Stellen, wo die Contrastwirkungen durch die primären Farben verstärkt werden, also an der Stelle des schmalen grauen Ringes selber, sieht man bald Weiß, bald blasses Lila oder Grün oder auch beide an einander stoßend, unter allen Umständen aber erscheint dieser mittlere Ring spiegelnd, so als wenn ein blasses Band hinter einer Oberfläche von hellem Purpur gesehen würde. Vgl. Schmerler, Phil. Stud. I, S. 397. Es wird später (in Cap. XIII) gezeigt werden, dass es sich überall, wo die Erscheinungen der Spiegelung auftreten, nicht mehr um einfache Mischung von Erregungen handelt, sondern dass in solchen Fällen stets centralere Vorgänge in Frage kommen.

zu jenen gleichzeitigen Eindrücken. Ebenso ist die subjective Helligkeit eines Eindruckes um so größer, in je größerem Gegensatze sie zur Helligkeit anderer Eindrücke steht; die relativ größte Helligkeit erreicht darum die Empfindung dann, wenn sie im Verhältniss zum absoluten Dunkel bestimmt wird. Da nun die Sättigung einer Farbe zugleich Function der Helligkeit ist, indem sie sich von einem Maximalwerth der Sättigung an sowohl mit zunehmender wie mit abnehmender Helligkeit vermindert, so ist es klar, dass auch die Wechselbeziehung der Farbeneindrücke von dem Verhältniss ihrer Helligkeiten und Sättigungsgrade abhängig sein muss, wie dies in der That die Erfahrung bestätigt. Neben dieser Wechselbeziehung der gleichzeitig gegebenen Eindrücke übt aber allerdings auch die Erinnerung ihren Einfluss auf die Vergleichung der Empfindungen aus. Wo das erste Moment ganz fehlt, da wird dann bloß nach dem letzteren, mittelst der Reproduction früherer Eindrücke, eine Empfindung in die Reihe der bekannten Empfindungen geordnet; und sie kann vielleicht einen mitbestimmenden Einfluss selbst da noch äußern, wo mehrere Eindrücke in gleichzeitiger Gegenwirkung gegeben sind. Aber der Natur der Sache nach ist die Abhängigkeit der Empfindung von der wechselseitigen Beziehung gleichzeitiger Reize das Primäre, die Beziehung auf früher stattgehabte Empfindungen ein Secundäres. Jene Theorie der Contrasterscheinungen, welche dieselben auf eine Urtheilstäuschung zurückführt, begeht also, abgesehen von der hier unangemessenen logischen Ausdrucksweise, den Fehler, dass sie den wahren Zusammenhang der Dinge umkehrt, indem sie das Spätere, die immer unvollkommen bleibende absolute Bestimmung der Empfindungen mittels der Reproductionsgesetze, zum Ursprünglichen macht. Dass im Gegentheil die Wechselbeziehung der Eindrücke, wie sie in den Contrasterscheinungen zu Tage tritt, das Ursprüngliche ist, geht auch klar genug aus der näheren Betrachtung jener Fälle hervor, in denen der Contrast mit Hülfe weiterer hinzutretender Bedingungen vermindert oder beseitigt wird. Der Contrast erscheint überall da, wo die contrastirenden Empfindungen möglichst in ihrer Beziehung zu einander aufgefasst werden, wogegen er unterdrückt werden kann, wenn man durch starre Fixation oder durch Umgrenzungslinien diese Beziehung aufhebt.

Da jede Empfindung nach Intensität und Qualität veränderlich ist, so bezeugen die Contrasterscheinungen an und für sich nur die Thatsache, dass die Intensität und die Qualität der Lichtempfindung stets im Verhältniss zu denjenigen Eindrücken festgestellt werden, die gleichzeitig auf andere Stellen derselben Netzhaut einwirken. Sie lehren, dass alle Lichteindrücke in Beziehung zu einander empfunden werden. In welcher Weise aber die simultanen Eindrücke sich quantitativ wech-

selseitig bestimmen, dies lässt sich am einfachsten bei den Helligkeitscontrasten ermitteln. An einer Scheibe wie der in Fig. 136 S. 526 abgebildeten kann man in doppelter Weise die Helligkeit der einzelnen bei der Rotation gesehenen grauen Ringe variiren: man kann entweder das Verhältniss der Helligkeiten der verschiedenen Ringe zu einander verändern, oder man kann dieses Verhältniss constant erhalten, aber die absolute Helligkeit abstufen. Ersteres geschieht dadurch, dass den verschiedenen Sectorenabschnitten in verschiedenen Versuchen ein wechselndes Verhältniss der Breite gegeben wird. Man findet, dass damit auch die Stärke des Contrastes bedeutend wechselt. Das zweite, die Variation der absoluten Helligkeit bei constant erhaltenem Helligkeitsverhältniss, lässt sich erzielen, indem man immer dieselbe Scheibe mit den nämlichen Sectoren wählt, sie aber während der Rotation mit mehr oder weniger intensivem Lichte beleuchtet, oder aber sie durch graue Gläser betrachtet und so die absolute Helligkeit aller grauen Ringe gleichmäßig vermindert. Auf diese Weise findet sich, dass bei gleich bleibendem Helligkeitsverhältniss der contrastirenden Objecte die absolute Helligkeit innerhalb ziemlich weiter Grenzen variirt werden kann, ohne dass sich die Stärke des Contrastes verändert. Erst bei starker Verdunkelung der Scheibe oder bei starker Beleuchtung schwindet der Contrast allmählich. Man erkennt hieraus, dass in diesen Fällen der Helligkeitscontrast einen Specialfall des Weber'schen Gesetzes darstellt. Ebenso wird dies durch die oben (S. 519f.) erwähnten quantitativen Contrastversuche für den Helligkeitscontrast wahrscheinlich gemacht. Nicht minder weisen aber die Erscheinungen des Farbencontrastes trotz ihrer verwickelteren Bedingungen auf die nämliche Gesetzmäßigkeit hin [1]). So begegnet uns in der in den Contrasterscheinungen ihren Ausdruck findenden directen Wechselbeziehung der Empfindungen eine letzte Anwendung des für die Auffassung der Empfindungen gültigen allgemeinen Gesetzes der Beziehung (S. 393). Auch im Gebiete des Lichtsinns werden wir aber voraussetzen müssen, dass dieses Gesetz eine psychologische und eine physiologische Seite hat. Daraus, dass die Contrasterscheinungen einen psychologischen Ausdruck zulassen, werden wir jedoch zugleich schließen dürfen, dass die physiologischen Grundlagen derselben centraler Natur sind, indem sie muthmaßlich aus jener Wechselwirkung des Organs der Apperception mit dem Sinnescentrum hervorgehen, auf die überhaupt das Gesetz der Beziehung vermöge seiner psychologischen Bedeutung hinweist [2]).

---

1) A. Kirschmann, Phil. Stud. VI, S. 462 ff.
2) Vgl. hierzu Cap. VIII, S. 398 ff.

Die Methoden zur Untersuchung der Lichtempfindungen schließen sich eng an die physikalischen Methoden der Zerlegung und Mischung einzelner Lichtwellen an. Zur Gewinnung von Farbeneindrücken von spektraler Sättigung bedient man sich, wie schon oben erwähnt, am zweckmäßigsten der Farbenzerstreuung durch Prismen. Zur Gewinnung eines reinen Spektrums, in dem die einzelnen Wellenlängen möglichst von einander isolirt sind, und zur Abstufung der Helligkeitsgrade sind aber hierbei noch verschiedene Hülfsvorrichtungen erforderlich. Die Fig. 139 zeigt in schematischer Darstellung eine zu den verschiedensten Zwecken, sowohl für Qualitäts- wie für Intensitätsuntersuchungen, brauchbare Versuchsanordnung. Durch einen Spalt S_1 im Laden eines Dunkelzimmers lässt man das vom Spiegel eines Heliostaten reflectirte Licht fallen. In kleiner Entfernung von S_1 befindet sich ein feinerer Spalt S_2, dessen Breite durch eine Mikrometerschraube zu variiren ist, unmittelbar vor ihm das zur Herstellung des Spektrums dienende große Flintglasprisma p. Dasselbe ist, um die zu einer bestimmten Versuchsanordnung erforderliche Stellung

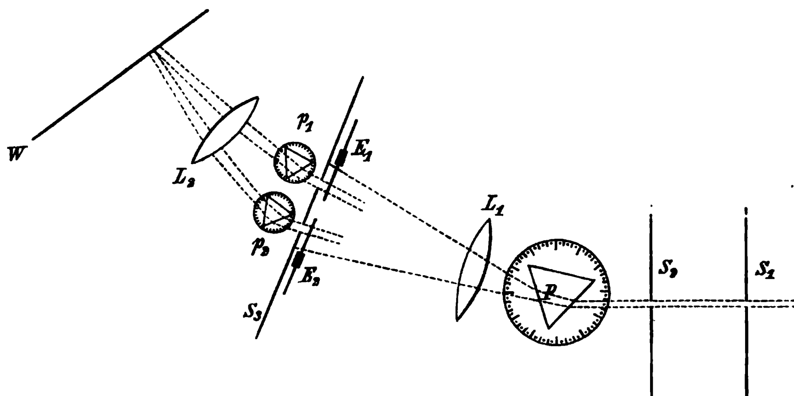


Fig. 139.

immer leicht wiederfinden zu können, um seine Längsaxe drehbar auf einem getheilten Kreis befestigt. Vor dem Prisma ist dann eine große achromatische Linse L_1 von beträchtlicher Brennweite aufgestellt, in deren Brennpunkt sich der Schirm S_3 befindet, auf welchem das Spektrum entworfen wird. Dieses besteht aus den einzelnen Farbenbildern des Spaltes S_2, die ohne Anwendung einer Linse zum Theil übereinandergreifen, durch die letztere aber schärfer gesondert werden. In dem Schirm S_3 sind verschiebbare Spaltvorrichtungen angebracht, die es gestatten, beliebige Strahlengattungen aus dem Spektrum durch den Schirm hindurchzulassen. Sie werden dann zunächst durch kleine Crownglasprismen p_1, p_2 gebrochen, die wieder ähnlich wie p aufgestellt sind und an Kreistheilungen orientirt werden können. Diese Prismen sind dazu bestimmt, den zu untersuchenden Strahlen die geeignete Richtung zu geben, sie also z. B., wie in der Figur, auf einer Wand zum Behuf der genauen Vergleichung dicht neben einander (oder auch bei Benutzung über einander gelegener Spalten im Schirm S_3 über einander) aufzufangen, oder sie zu mischen. Will man die Lichtintensitäten variiren, so wird vor jedem der benutzten Spalte in S_3 ein Episkotister E_1, E_2 von der in Fig. 112 S. 374 beschriebenen Einrichtung angebracht. Die durch die Prismen p_1, p_2 gebrochenen

Strahlen können entweder mittelst eines Fernrohrs betrachtet oder auf einer weißen Wand *W* aufgefangen und aus bequemer Sehweite mit freiem Auge betrachtet werden. Im letzteren Fall ist es zweckmäßig, zwischen den Prismen und der Wand nochmals eine Linse L_2 so aufzustellen, dass durch sie deutliche Bilder der Spalte S_3 auf *W* entworfen werden. Einfacher als die beschriebene Einrichtung und für viele Zwecke vollkommen ausreichend ist die zuerst von VIERORDT vorgeschlagene Anwendung des Spektralapparats[1]). Es muss aber zu diesem Zweck die gewöhnliche Form des Spektralapparats mit einer Hülfsvorrichtung versehen werden, welche die Isolirung eines beliebigen kleinen Theils des Spektrums und die Vergleichung zweier solcher Theile möglich macht. Zu diesem Zweck wird innerhalb der Ocularröhre in der Brennweite der Ocularlinse eine Spaltvorrichtung angebracht, welche wieder aus zwei unabhängig verstellbaren, über einander liegenden verticalen Spalten besteht, deren jeder ebensowohl in seiner Breite wie in seiner Lage zum Spektrum verändert werden kann. Namentlich zur Prüfung Farbenblinder in Bezug auf die Erkennung und Unterscheidung von Spektralfarben ist diese Einrichtung brauchbar.

Um auf anderem Wege als durch Zerlegung des Sonnenlichtes Farben von annähernd spektraler Sättigung zu gewinnen, erweist sich die schon früher (S. 484 Anm.) erwähnte Methode der Benutzung von farbigen Gelatineplatten, die in durchfallendem Lichte beobachtet werden, und deren Licht mittelst des Spektralapparats genau in Bezug auf seine Wellenlänge bestimmt werden kann, sehr brauchbar, besonders auch wegen der Leichtigkeit, mit der sich solche Eindrücke zur Mischung am Farbenkreisel verwenden lassen. Sowohl hier wie bei der Verwendung von Pigmentfarben, die in auffallendem Lichte beobachtet werden, sind Rotationsapparate von verschiedener Größe in den früher (S. 373) beschriebenen Formen unerlässliche Hülfsmittel bei der Untersuchung der Lichtempfindungen, insbesondere auch der qualitativen und quantitativen Verhältnisse des Contrastes, bei dem es in Folge der ihm eigenthümlichen Bedingungen weniger auf intensive Eindrücke oder sehr gesättigte Farben, als auf eine bequem herzustellende Abstufung der Helligkeits- und Farbenverhältnisse ankommt. Dagegen bedürfen im Unterschiede hiervon die Nachbilder im allgemeinen intensiverer Lichtreize. Immerhin kann man complementäre Nachbilder auch bei mäßigen Eindrücken dadurch verstärken,

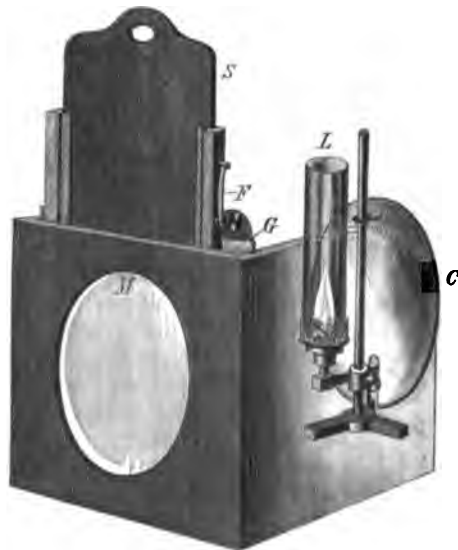


Fig. 140.

1) VIERORDT, Die Anwendung des Spektralapparats zur Messung und Vergleichung der Stärke des farbigen Lichtes. Tübingen 1878.

dass man den Contrast zu Hülfe nimmt. Betrachtet man z. B. einige Zeit einen farbigen Kreis auf complementärem Grunde, so wird bei der Projection des Nachbildes auf eine farblose Fläche jenes sehr deutlich wahrgenommen. Die Erzeugung intensiverer complementärfarbiger Nachbilder gelingt leicht mit dem in Fig. 140 dargestellten Apparate. Derselbe besteht aus einem hinten und oben offenen Kasten, der vorn einen kreisförmigen Ausschnitt von 20—30 cm Durchmesser hat, in welchen Ausschnitt eine Mattglasplatte *M* eingefügt ist. Die geschwärzte Außenseite des Kastens wird vorn im Umkreis der Mattglasplatte mit durchscheinendem weißem Papier bedeckt, so dass die Platte in dem verdunkelten Raum, in dem die Versuche anzustellen sind, weiß auf grauem Grunde erscheint. Unmittelbar hinter der Mattglasplatte befinden sich im Innern des Kastens zwei Schlitten: ein vorderer, in welchem der geschwärzte, unten mit Blei beschwerte Schieber *S* läuft, und ein hinter diesem gelegener, in den eine farbige Glasplatte *G* eingeführt werden kann. In weiterer Entfernung befindet sich noch im Innern des Kastens die mit Argandbrenner versehene Gaslampe *L* mit dem weiß angestrichenen etwas concaven Schirm *C*, der das Licht der Flamme gegen *M* reflectirt. Bei Anstellung der Versuche setzt man zuerst die farbige Platte *G* bei herabgelassenem Schirm ein, dann wird *S* plötzlich in die Höhe gezogen, wodurch *M*, welches starr zu fixiren ist, intensiv in farbigem Lichte erscheint. Ist die zur Erzeugung des complementären Nachbildes erforderliche Zeit verflossen, so lässt man durch Zug an der den Schieber *S* festhaltenden Feder *F* diesen plötzlich herabfallen: es erscheint dann der Kreis *M*, dessen Licht jetzt objectiv eine Mischung aus dem Weiß der Mattglasplatte und dem Schwarz des Schiebers, also grau ist, sehr intensiv in der zu dem vorangegangenen Eindruck complementären Farbe.

Unter den oben besprochenen Theorien der Licht- und Farbenempfindung ist die von THOMAS YOUNG begründete, von HELMHOLTZ weiter ausgebildete Dreicomponententheorie ohne Zweifel als eine der consequentesten Anwendungen der Lehre von den specifischen Energien anzuerkennen. Die physiologische und psychologische Unzulänglichkeit dieser Lehre tritt aber bei ihr in besonders augenfälliger Weise zu Tage. Genauer betrachtet ist diese Theorie lediglich ein Ausdruck des Mischungsgesetzes; alle sonstigen Bedingungen bleiben außer Betracht. Auch das Mischungsgesetz wird aber durch sie nicht erklärt; denn warum aus den drei Grundfarben alle Lichtempfindungen, z. B. Weiß, zusammengesetzt werden können, wird durch die Annahme von drei Fasergattungen nicht im mindesten begreiflich gemacht. Die neueren physiologisch-optischen Arbeiten, in denen das System der drei Grundempfindungen beibehalten wurde, beschränken sich daher meist auf die physikalische Seite der Frage, wo dann freilich der Nachweis genügt, dass die drei Grundfarben als objective Lichtreize alle möglichen subjectiven Lichtempfindungen hervorbringen können [1]. Dem Princip des Parallelismus der physiologischen Sinneserregungen und der Empfindungen wird zwar hier nicht ausdrücklich widersprochen, aber dasselbe wird doch stillschweigend nicht anerkannt. Ich habe schon in der ersten Auflage des vorliegenden Werkes betont, dass dieses Princip zum Ausgangspunkt aller theoretischen Erörterungen dienen müsse, und, nachdem ein Jahr später HERING das nämliche Princip zur

1) Vgl. KÖNIG und DIETERICI, Die Grundempfindungen und ihre Intensitätsvertheilung im Spektrum. Sitzungsber. der Berliner Akad. 29. Juli 1886.

Grundlage seiner Theorie gemacht, ist es allmählich auch von solchen Forschern, die im übrigen an der YOUNG-HELMHOLTZ'schen Hypothese festhalten, insofern acceptirt worden, als sie geneigt sind, das Weiß als eine specielle Grundempfindung anzusehen, welche stets die farbige Reizung begleite: so besonders DONDERS[1]) und VON KRIES[2]). Im Anschlusse hieran sind sogar Versuche gemacht worden, verschiedene physiologische Substrate für die achromatische und die chromatische Reizung aufzufinden, sei es nun dass man solche in der Retina selber aufsuchte, oder sei es dass man nur den Ort der chromatischen Reizung in die Retina verlegte, die bloße Lichtunterscheidung aber als einen centralen Vorgang postulirte[3]). Diese Versuche haben jedoch in Bezug auf die Retina bis jetzt zu keinem sicheren Resultate geführt[4]), und bezüglich der centralen Vorgänge bleibt auch hier die Auffassung die wahrscheinlichste, dass zwar die psychophysischen Grundlagen des Actes der Unterscheidung von Licht und Farben centraler Natur, dass aber die zu unterscheidenden Erregungen selbst in der Retina vorgebildet sind.

Schon in den früheren Auflagen dieses Werkes wurde als ein für die Dreicomponententheorie bedeutsames Moment die Abhängigkeit der Sättigung der Farbe von der Lichtintensität hervorgehoben, während in den GRASSMANN-schen Sätzen über Farbenmischung, an welche HELMHOLTZ seine Erneuerung der YOUNG'schen Theorie anlehnte, im Widerstreit mit der Erfahrung Farbenton, Sättigung und Lichtintensität als von einander unabhängige Variable betrachtet werden[5]). Jene Beziehung zwischen Sättigung und Lichtstärke scheint darauf hinzuweisen, dass die farblose Erregung als eine selbständige, in der Retina vorhandene Componente jeder chromatischen Reizung angesehen werden muss, wie dies in Fig. 138 zum Ausdruck gebracht worden ist. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend ist es aber eine naheliegende Annahme, auch die Farbenempfindungen auf Zusammensetzungen aus mehreren Farbencomponenten zurückzuführen. In dieser allgemeinen Fassung ist das Problem von HERING in einer neueren Schrift behandelt worden[6]). Mit Recht führt derselbe hier aus, dass durch die Existenz der drei Grundfarben ein fester Anhaltspunkt für die Wahl irgend einer Theorie noch nicht gewonnen, sondern dass damit nur ausgedrückt ist, drei sei die geringste Zahl anzunehmender Componenten, welche den Forderungen der Farbenmischung einigermaßen genügen. Es ist hiernach klar, dass nur die größere oder geringere Uebereinstimmung mit den sonstigen physiologischen Thatsachen darüber entscheiden kann, welcher dieser möglichen

1) DONDERS, Arch. f. Ophthalm., XXVII, 1, S. 135. XXX, 1, S. 15.

2) VON KRIES, Die Gesichtsempfindungen und ihre Analyse. Leipzig 1882, S. 159. Nicht alle Anhänger der Dreifarbentheorie haben sich freilich zu diesen Zugeständnissen entschlossen. HELMHOLTZ bezeichnet noch in der 2. Aufl. seiner Physiol. Optik (S. 359) die totale Farbenblindheit als »Monochromasie«; er ist der Ansicht, dass bei diesem Zustand alle Objecte farbig, wenn auch nur in einer Farbe, gesehen werden, eine Annahme, die den wohl untersuchten Fällen circumscripter und monocularer totaler Farbenblindheit gegenüber schwer begreiflich ist.

3) VON KRIES, a. a. O. S. 164. DONDERS ist geneigt, auch die Bedeutung der vier Hauptfarben Roth, Gelb, Grün und Blau auf unbekannte centrale Bedingungen zurückzuführen (a. a. O. XXVII, S. 173).

4) Vgl. SCHNELLER, Arch. f. Ophthalm.. XXXVIII, 1, S. 73.

5) Vgl. HERING, Ueber NEWTON's Gesetz der Farbenmischung, Prag 1887, S. 54 (Aus dem naturw. Jahrb. Lotos VII), und meinen Aufsatz zur Theorie der Farbenempfindungen, Phil. Stud. IV, S. 368.

6) Ueber NEWTON's Gesetz der Farbenmischung, S. 68 ff.

Annahmen vor der andern der Vorzug zu geben sei. Als gemeinsames Postulat für alle Theorien setzen wir hierbei voraus, dass die farblose Erregung als eine selbständige Componente anzusehen ist. Dann stehen nur noch drei Ansichten einander gegenüber: die Drei-Componententheorie in der ihr von Donders und v. Kries gegebenen Form, die Vier-Componententheorie von Hering und die oben entwickelte Anschauung, welche als Stufentheorie oder Periodicitätstheorie bezeichnet werden kann. Den Vorzug unter ihnen wird diejenige Theorie verdienen, welche über nachbenannte Thatsachen am einfachsten und folgerichtigsten Rechenschaft gibt: 1) die Möglichkeit der Erzeugung aller Farben aus den drei Grundfarben, 2) die Mischung je zweier einander naheliegender Farben zur zwischenliegenden Spektralfarbe, 3) die Aufhebung von je zwei Complementärfarben zu Weiß, 4) die Verwandtschaft der Anfangs- und Endfarben des Spektrums, 5) die Abhängigkeit der Sättigung von der Lichtstärke, 6) die Erscheinungen der partiellen und der totalen Farbenblindheit.

Die modificirte Drei-Componententheorie (in der von Donders und v. Kries angenommenen Form) erläutert nur den ersten und zweiten dieser Punkte; schon bei der Erklärung der Farbenblindheit scheitert sie, namentlich den neueren umfassenderen Erfahrungen gegenüber, und sie vermag dieses Scheitern nur dadurch nothdürftig zu verdecken, dass sie zwischen der partiellen Farbenblindheit (Dichromasie) und dem normalen Verhalten ein schwankendes Bereich von Zwischenfällen, sogenannte »unvollkommene Trichromasie« annimmt. Vor allem widerstreiten aber die Farbenempfindungen bei monocularer Farbenblindheit völlig der Theorie: ein rothblindes Auge müsste z. B. gelbes, ein grünblindes müsste blaues Licht anders empfinden als das normale; dies findet sich in der Beobachtung durchgängig nicht bestätigt[1]). Keine Rechenschaft gibt ferner die Theorie über die Punkte 3, 4 und 5. Die beiden letzteren würdigt sie nicht einmal der Beachtung. Der erste hat zwar in der Construction des Farbendreiecks seinen Ausdruck gefunden, da man den Complementärfarben eine Lage anweist, durch welche die sie verbindende Gerade einen Punkt schneidet, in den man das Weiß verlegt. Aber dies ist lediglich ein Ausdruck der Thatsache und keine Erklärung. Dass eine solche durch diese Construction nicht zu geben sei, gesteht die modificirte Theorie selbst zu, indem sie einräumt, das Weiß sei aus keiner Mischung von Farben abzuleiten. Dieses Zugeständniss erklärt aber allenfalls die Abhängigkeit der Sättigung von der Lichtstärke, es erklärt jedoch nicht, wie sich alle oder je zwei Farben zu Weiß aufheben. Dazu bedarf es vielmehr der weiteren Voraussetzung eines antagonistischen Verhaltens solcher Farben. So lange man auf dem Boden der Componententheorien verbleibt, kann ein derartiges Verhalten nur auf einen Gegensatz der Componenten selbst bezogen werden, und dazu bedarf man mindestens zweier antagonistischer Componentenpaare.

So führt das Streben, dieser Forderung gerecht zu werden, von selbst zu der Vier-Componententheorie Hering's. Soll dieselbe dem Zweck, aus dem sie zunächst hervorgegangen, genügen, so müssen nun je zwei der Componenten, die sie voraussetzt, zu einander complementär sein. Dem wird aber in Hering's Theorie nur gewaltsam Genüge geleistet. Da nämlich in Wirklichkeit

1) von Hippel, Arch. f. Ophthalm., XXVI, 2, S. 176. Kirschmann, Phil. Stud. VIII, S. 196 ff.

Roth und Grün, Gelb und reines Blau nicht complementär sind, so sieht sie sich genöthigt, das Roth nach der Richtung des Purpur, das Grün nach der des Grünblau, das Blau nach der des Indigblau zu verschieben. Die vier Hauptfarben Roth, Gelb, Grün und Blau sind also nur dann gleichzeitig als Grundfarben zu verwerthen, wenn man den Namen Roth, Gelb, Grün und Blau eine andere Bedeutung beilegt, als sie gewöhnlich besitzen, und wenn man dem reinen Roth im physiologischen Sinne physikalisch die Bedeutung einer Mischfarbe (aus spektralem Roth und etwas Violett) gibt. Dies vorausgesetzt führt nun Hering als drei specifisch verschiedene Sehstoffe eine roth-grüne, gelb-blaue und schwarz-weiße Substanz ein, wobei sich aber weiterhin eine nicht zutreffende Analogie zwischen den Gegensätzen von Schwarz und Weiß und den antagonistischen Complementärfarben unterschiebt. Weiß soll nämlich der Dissimilation oder Zerstörung der schwarz-weißen Substanz, Schwarz der Assimilation, d. h. der Wiederherstellung ihrer ursprünglichen Constitution entsprechen, und ähnlich sollen sich nun Roth und Grün, Gelb und Blau zu einander verhalten, wobei dann ziemlich willkürlich Roth und Gelb als Dissimilations-, Grün und Blau als Assimilationsfarben betrachtet werden. Diese Analogie ist undurchführbar. Jede Farbenempfindung kann an Intensität vermehrt oder vermindert werden, ohne dass dabei der Farbenton eine Veränderung erleidet. Die Intensitätsänderung der Empfindung Grau besteht aber regelmäßig darin, dass sie entweder in Weiß oder in Schwarz übergeht. Ferner soll, wenn Assimilation und Dissimilation der farblosen Substanz im Gleichgewicht sind, eine zwischen Schwarz und Weiß in der Mitte liegende Empfindung, nämlich Grau, entstehen; bei den farbigen Substanzen soll aber unter der gleichen Bedingung nicht eine gemischte, sondern gar keine Farbenempfindung zu Stande kommen, so dass die begleitende farblose Erregung allein übrig bleibe. Um, wie es scheint, dieser Schwierigkeit zu begegnen, hat Hering in Bezug auf die Entstehung der Helligkeitsempfindung eine wesentliche Modification seiner ursprünglichen Theorie vorgenommen. Nachdem er früher allen Farbenerregungen gleiche Helligkeit zugeschrieben und demnach sowohl die verschiedene Helligkeit der Farben des Spektrums wie die bei Aenderungen der Lichtstärke eintretenden Helligkeitsänderungen auf die gleichzeitig stattfindende farblose Erregung zurückgeführt hatte, nimmt er nunmehr an, dass jeder Lichtqualität eine specifische Helligkeit zukomme, indem Weiß, Gelb, Roth, Grün, Blau und Schwarz eine absteigende Reihe bilden sollen[1]. Es ist dann die bei irgend einem Eindruck empfundene Helligkeit von dem Helligkeitswerth sämmtlicher in den Eindruck eingehenden Lichtqualitäten abhängig. Die Thatsache, dass sich die Sättigung der Farben von einer gewissen Grenze an bei zunehmender Helligkeit vermindert, würde aber daraus erklärt werden müssen, dass die Valenz des Weiß bei wachsender Lichtstärke mehr zunimmt, als die der übrigen Farben. Offenbar erscheinen nun farblose und farbige Lichtarten einander vollständig gleichartig in ihren Eigenschaften, abgesehen von der oben berührten Verschiedenheit des Mischungseffectes von Schwarz und Weiß gegenüber dem Mischungseffect der Complementärfarben. Aus dieser Annahme würde folgen, dass bei Farbenblindheit die Helligkeitsvertheilung im Spektrum stets von der des normalen Auges abweichen und genau dem Ausfall derjenigen Helligkeit, welche der nicht empfundenen Farbe zukommt, ent-

1) Hering, Archiv f. Ophthalm. XXXV, 4, S. 63 ff. Pflüger's Archiv XLVII, S. 417 ff. XLIX, S. 463 ff.

sprechen müsste. Dieser Folgerung widerstreiten jedoch zahlreiche Beobachtungen an total Farbenblinden, wo die Helligkeitsvertheilung im Spektrum vollständig die normale geblieben war, und wo, falls monoculare oder circumscripte Farbenblindheit bestand, die Helligkeit farbiger Objecte auf farbenblinden und farbentüchtigen Stellen vollkommen gleich geschätzt wurden[1]. Nicht weniger bilden aber viele Fälle partieller Farbenblindheit ein unübersteigliches Hinderniss auch für diese Theorie. Insbesondere fallen hier jene Fälle monocularer partieller Farbenblindheit ins Gewicht, bei denen mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, dass der Ausfall entweder überhaupt nur eine Farbe, oder doch jedenfalls nicht die Glieder eines HERING'schen Urfarbenpaares oder überhaupt zwei zu einander complementäre Farben trifft[2]. Gleichwohl kann der Hypothese HERING's das Verdienst nicht abgesprochen werden, dass sie in viel höherem Grade als die Drei-Componententheorie bemüht ist den Forderungen, welche sich von Seiten der subjectiven Thatsachen des Sehens aus erheben, gerecht zu werden. Nur die Verwandtschaft der beiden Endfarben des Spektrums, die, nachdem sie in den älteren Vorstellungen eine bedeutsame Rolle gespielt, in eine unverdiente Vergessenheit gerathen scheint, hat auch sie unberücksichtigt gelassen.

Den Schwierigkeiten der Componententheorien scheint mir nun die oben dargelegte Stufentheorie zu entgehen, indem sie zugleich über die sämmtlichen oben bezeichneten sechs Punkte widerspruchslose Rechenschaft zu geben versucht. Wenn gegen dieselbe der Einwand erhoben wurde, sie sei unvereinbar mit der Annahme eines photochemischen Ursprungs der Lichtreizung[3], so ist dies schwerlich begründet. Am nächsten dürfte es doch liegen, in diesem Fall an die färbenden Wirkungen des Lichtes auf complexe organische Verbindungen zu denken. Hier wissen wir aber, dass z. B. die Stoffe des Chlorophyllkorns die verschiedensten Färbungen annehmen können, denen natürlich Zersetzungsprocesse verschiedener Art entsprechen werden. So ist es denn auch vollkommen denkbar, dass in der Retina ein complexer Stoff existirt, in welchem durch das Licht Spaltungen eingeleitet werden, die sich in kurzen Intervallen mit der Wellenlänge ändern und Producte zurücklassen, welche sich alsbald mit einander verbinden, um entweder ihre farbenerregenden Wirkungen zu combiniren oder zu compensiren, ähnlich wie zwei farbige Körper sowohl farbige wie farblose Verbindungen mit einander erzeugen können. Ich leugne nicht, dass diese Vorstellung in gewisser Weise wieder auf die Annahme von Sehstoffen zurückführt; aber ich leugne, dass uns Anhaltspunkte zur Annahme einer irgend begrenzten Zahl und namentlich solcher Sehstoffe vorliegen, die in der »Sehsinnsubstanz« präformirt sind, und nicht vielmehr durch die Lichtreizung selbst erst gebildet werden, um dann theils Mischungseffecte, theils antagonistische Wirkungen hervorzubringen. Ueberdies wird durch die subjective Analyse unabweislich die Annahme gefordert, dass die Farbenempfindung eine periodische Function ist, insofern die photochemischen Wirkungen der kürzesten Wellen denen der längsten wieder ähnlich werden, und indem innerhalb dieser Reihe je zwei Vorgänge sich antagonistisch verhalten. Es ist aber

1) Vgl. A. KÖNIG, Ueber den Helligkeitswerth der Spektralfarben, S. 70 ff. Dass die bei Mischungsversuchen gewonnenen Ergebnisse, die für die unabhängigen Helligkeitsvalenzen der einzelnen Farben beigebracht wurden, auch in andern Beobachtungen nicht bestätigt werden konnten, ist schon oben S. 499 Anm. 8 bemerkt worden.

2) Vgl. oben S. 510. 3) VON KRIES, a. a. O. S. 159.

einleuchtend, dass sich auch dieser Annahme die Voraussetzung einer unbestimmt großen Zahl von der Wellenlänge abhängiger Spaltungsproducte besser fügt, als die Beschränkung auf drei, vier oder gar zwei farbige Sehstoffe [1]).

Von Bedeutung für die Entscheidung zwischen den verschiedenen Theorien sind schließlich auch die Veränderungen der Licht- und Farbenempfindlichkeit auf den Seitentheilen der Netzhaut, die überdies, wie wir später (in Cap. XIII) sehen werden, auch für die Theorien der räumlichen Gesichtswahrnehmungen ein großes Interesse besitzen. Diese Veränderungen zerfallen wieder in die früher (S. 371) erörterte Zunahme der Empfindlichkeit für Helligkeiten und in die oben (S. 506) näher beschriebene Abnahme der Farbenempfindlichkeit. Beide Veränderungen verlangen offenbar verschiedene Erklärungsgründe. Es scheint kaum zulässig, die erstgenannte auf Abweichungen in der Beschaffenheit der reizbaren Sehsubstanz zurückzuführen, um so mehr da diese Abweichungen wegen der Abnahme in der Anzahl der lichtempfindlichen Elemente sehr bedeutend sein müssten. Man könnte darum vielleicht daran denken, eine von Helmholtz aufgestellte Hypothese hier heranzuziehen. Um nämlich einerseits die unverhältnissmäßig rasche Abnahme der Sehschärfe in den Seitenregionen und anderseits die Fähigkeit jedes Netzhautpunktes für Licht erregbar zu sein zu erklären, nimmt Helmholtz ein feines anastomosirendes Fasernetz an, welches sich über die ganze Netzhaut ausbreite und sowohl mit den empfindenden Elementen wie mit den Opticusfasern in Verbindung stehe [2]). Doch abgesehen davon, dass es misslich ist, bei einem in seinen feinsten Details so sehr durchforschten Organ anatomische Substrate vorauszusetzen, von denen nichts nachzuweisen ist, scheint es mir, dass durch die schon auf S. 320 als wahrscheinlich hervorgehobene katoptrische Natur der Stäbchenaußenglieder alle hier vorliegenden Verhältnisse weit einfacher erklärt werden. Indem die Stäbchen als katoptrische Apparate die durch die Sehzellen hindurchgegangenen Strahlen nochmals auf jene zurückwerfen, bewirken sie eine Ausbreitung und eine Verstärkung der Lichterregungen, welche letztere schon durch die in Folge der dioptrischen Einrichtungen des Auges entstehende Abnahme der Helligkeit auf den Seitentheilen gefordert ist [3]). Anders verhält es sich mit der im Gegensatz zur Zunahme der Helligkeitsempfindung auf den Seitentheilen eintretenden Abnahme der Farbenempfindung. Die Art der hier zu beobachtenden Aenderungen lässt sich vom Standpunkte der Dreicomponententheorie aus durch die Annahme einer bloßen Aenderung in dem quantitativen Verhältniss der drei Endorgane nicht erklären. Man machte daher die Hülfsannahme einer gleichzeitigen qualitativen Aenderung derselben, durch die sich die drei Sehstoffe mit der Annäherung an die Peripherie immer ähnlicher werden sollten [4]). Damit ist an und für sich schon das Princip der Componententheorien (ebenso wie durch die analoge Hülfsannahme der »unvollkommenen Trichromasie«) aufgegeben; denn wenn es die verschiedensten Uebergangsstufen zwischen den Sehstoffen geben kann, so gibt es eben überhaupt keine fest begrenzte Zahl farbiger Sehstoffe mehr, sondern diese

1) Vgl. Phil. Stud. IV, S. 371 ff.
2) Helmholtz, Physiol. Optik, 2. Aufl. S. 264.
3) Vgl. hierzu A. Kirschmann, Phil. Stud. V, S. 491 f.
4) A. Fick, Pflüger's Archiv XLVII, S. 247 ff. Helmholtz, Physiol. Optik, 2. Aufl., S. 372 ff.

bilden eine aus unbestimmt vielen Abstufungen bestehende Reihe, wie es die Stufentheorie behauptet. Ebenso sind aber die stattfindenden Veränderungen nach KIRSCHMANN's Beobachtungen mit der HERING'schen Vier-Componententheorie nicht vereinbar. Auch sie würde, wenn sie die auf S. 509 erwähnten Verschiebungen der Complementärfarben erklären wollte, eine qualitative Aenderung der Sehstoffe annehmen müssen, die überdies für je zwei zusammengehörige, Roth und Grün, Gelb und Blau, nicht einmal gleichmäßig erfolgte[1]).

Im Unterschiede von den bisher betrachteten qualitativen Eigenschaften der Lichtempfindung, für welche die wesentlichen physiologischen Grundlagen in dem peripherischen Sinnesorgane vorauszusetzen sind, glaube ich die Contrasterscheinungen auf centrale Bedingungen zurückführen zu müssen. Bei der Beurtheilung dieser Erscheinungen ist vor allem zu beachten, dass die in der Regel neben einander hergehenden Wirkungen des Helligkeits-, Farben- und Sättigungscontrastes störend in einander eingreifen können, indem namentlich der Helligkeitscontrast den gleichzeitigen Farbencontrast zu vermindern oder sogar aufzuheben pflegt. Bedingung für die Untersuchung des reinen Farbencontrastes ist daher stets die Ausscheidung des Helligkeitscontrastes, was durch die Herstellung gleicher Helligkeit der Objecte leicht erreicht werden kann. Schwieriger ist es wegen des unmittelbaren Einflusses der Helligkeit auf die Sättigung den Helligkeits- und den Sättigungscontrast von einander zu isoliren. Ein reiner Sättigungscontrast ist selbstverständlich nur dann möglich, wenn zwei Farben in Farbenton und Helligkeit einander gleich und nur in ihrer Sättigung verschieden sind. Experimentell lässt sich diese Bedingung herstellen, wenn man zunächst am Farbenkreisel durch Mischung von Weiß und Schwarz ein Grau herstellt, dessen Helligkeit der einer gegebenen Farbe gleich ist, und dann dieses Grau in beliebiger Quantität ebenfalls am Farbenkreisel der ursprünglichen Farbe zusetzt. Vergleicht man dann die letztere in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit mit einer solchen Mischung, so haben beide Eindrücke gleiche Helligkeit und gleichen Farbenton, sind aber in ihrer Sättigung verschieden. Die Wirkung eines solchen reinen Sättigungscontrastes besteht darin, dass die Sättigungsdifferenz der beiden Eindrücke vergrößert erscheint, indem der gesättigtere dem Sättigungsmaximum, der weniger gesättigte dem Sättigungsminimum, d. h. dem Farblosen genähert wird. Dagegen lässt sich bei der wechselseitigen Induction von Farbeneindrücken ein Helligkeits- ohne gleichzeitigen Sättigungscontrast nicht herstellen, weil jede Veränderung des Helligkeitsverhältnisses zugleich das Sättigungsverhältniss der Farben verändert.

Wegen ihrer scheinbaren Beziehung zu den negativen und complementären Nachbildern war man geneigt, die Contrasterscheinungen ebenfalls aus den physiologischen Wirkungen der Netzhauterregung abzuleiten. Wie bei den Nachbildern die Netzhaut successiv für entgegengesetzte Erregungszustände disponirt werde, so sollte dies beim Contrast simultan geschehen[2]), daher auch beide von CHEVREUL als successiver und simultaner Contrast unterschieden wurden[3]). FECHNER zeigte zuerst, dass manche Erscheinungen, die man dem simultanen Contrast zugerechnet hatte, auf einen successiven, auf eine Veränderung der Lichtempfindung durch Nachbilder zu beziehen seien, bewies aber

1) Vgl. auch oben S. 510 Anm. 1.
2) PLATEAU, Ann. de chimie et de phys., LVIII, p. 339.
3) CHEVREUL, Mém. de l'acad. des sciences, IX, p. 447.

anderseits auch die Unabhängigkeit anderer Contrasterscheinungen von den Nachbildern [1]). Nähere Nachweise über die Bedingungen des Contrastes wurden dann von Brücke [2]) und H. Meyer [3]) gegeben, wobei namentlich letzterer schon auf die Abhängigkeit vom Sättigungsgrad der Farben aufmerksam machte. Der bisher geltenden physiologischen Theorie setzte endlich Helmholtz eine psychologische entgegen [4]), die sich besonders auf die Meyer'schen Versuche stützte. Er wies darauf hin, dass der Contrast bedeutend vermindert wird, sobald wir den inducirten Eindruck auf ein gesondertes Object beziehen, verkannte aber die wahre Bedeutung der Sättigungsverhältnisse der contrastirenden Farben, weil er sich zu sehr an die speciellen Bedingungen des Meyer'schen Versuchs hielt. Die contrasterhöhende Wirkung des bedeckenden Briefpapiers bezieht nämlich Helmholtz darauf, dass wir den grauen Fleck scheinbar durch eine farbige Bedeckung sehen sollen. Befindet sich z. B. ein graues Papierstückchen auf rothem Grunde, und decken wir nun ein durchscheinendes Papier darüber, so sollen wir alles durch ein gleichförmig gefärbtes rosarothes Papier zu sehen glauben: ein Object, das durch ein rosarothes Medium gesehen grau empfunden wird, müsse aber grünlichblau sein, und daher erscheine der graue Fleck in dieser Farbe. Aehnlich ist seine Erklärung des Versuchs von Ragona Scina mit der spiegelnden Glasplatte. Demzufolge sieht Helmholtz die Contrasterscheinungen im wesentlichen als Urtheilstäuschungen an. Bei den farbigen Schatten vollzieht sich nach ihm diese Täuschung in folgender Weise: Wir sind gewohnt das verbreitete Tageslicht weiß zu sehen; ist nun ausnahmsweise dasselbe nicht weiß, sondern röthlich, so ignoriren wir diese Abweichung ganz oder theilweise; wenn wir aber eine röthliche Beleuchtung weiß sehen, so muss uns ein in Wirklichkeit grauer Schatten so erscheinen, als wenn ihm zu Weiß etwas rothes Licht fehlte, also grünblau. Helmholtz stützt sich bei dieser Auffassung der Schattenversuche auf Beobachtungen, welche von Fechner gemacht worden sind. Nimmt man nämlich, nachdem die Contrastfarbe entstanden ist, eine innen geschwärzte Röhre und blickt durch dieselbe auf den farbigen Schatten, so dass aus der Umgebung desselben kein Licht in das Auge eindringt, so erscheint er trotzdem fortan gerade so gefärbt, als da man ihn mit freiem Auge betrachtete; die Färbung bleibt aber selbst dann während kurzer Zeit bestehen, wenn man durch Wegziehen der gefärbten Glasplatte die farbige Beleuchtung aufhebt oder durch eine zweite Glasplatte in eine andersfarbige verwandelt. Es hat jedoch Hering gezeigt, dass diese Erscheinungen um so mehr verschwinden, je fester man den Schatten fixirt. Sie dürften daher, wenigstens zum größten Theil, auf die bei ungenauer Fixation entstehenden complementären Nachbilder der inducirenden farbigen Beleuchtung zurückzuführen sein, so dass sie jedenfalls für die Urtheilstheorie nicht zu verwerthen sind [5]). Gegen diese Theorie erheben sich jedoch noch andere erheblichere Bedenken, welche sich zum Theil schon aus den Versuchen selbst, die zu Gunsten derselben ins Feld geführt wurden, ergeben. Wenn beim Meyer'schen

1) Fechner, Poggendorff's Ann., XLIV, S. 221, 513, und L, S. 193, 427. Ergänzungen dazu in den Berichten der sächs. Ges. d. Wiss. 1860, S. 71.
2) Poggendorff's Ann., LXXXIV, S. 424. Denkschriften der Wiener Akademie, III, S. 95. Sitzungsber. derselben, XLIX, S. 1.
3) Poggendorff's Annalen, XCV, S. 170.
4) Physiologische Optik, S. 388 ff.
5) Hering, Pflüger's Archiv, XL, S. 172 ff., XLI, S. 1 ff., XLIII, S. 1 ff.

Versuch wirklich die Täuschung obwaltete, dass wir durch ein gefärbtes Papier zu sehen glauben, so müsste der Contrast um so intensiver sein, je mehr das Papier gefärbt ist, je durchscheinender man also die Bedeckung nimmt: dies ist aber nicht der Fall, sondern man findet, dass eine sehr dünne Bedeckung auf gesättigtem Grunde nur geringen Contrast gibt, und dass das bedeckende Papier offenbar nur dadurch wirkt, dass es die Helligkeit der contrastirenden Objecte annähernd gleich macht und so den den Farbencontrast störenden Helligkeitscontrast beseitigt. Aehnlich ist beim Versuch von RAGONI SCINA nicht diejenige Stellung der Glasplatte die günstigste, bei der die Sättigung am größten, sondern diejenige, bei der die Helligkeit der contrastirenden Objecte möglichst gleich ist, was nach den Bedingungen des Versuchs auch hier bei einer Helligkeit, welche die Sättigung beträchtlich vermindert, am leichtesten erreichbar ist. Die farbigen Schatten endlich sind dann besonders deutlich, wenn man die gefärbte Beschaffenheit der Beleuchtung gut erkennt, wenn man also z. B. nur ein beschränktes Feld farbig beleuchtet: der graue Schatten innerhalb dieses Feldes erscheint dann außerordentlich intensiv in der Complementärfarbe, obgleich man hierbei nicht den geringsten Grund hat, die Farbe des Feldes mit der des Tageslichtes, gegen welche sie sich deutlich abhebt, zu verwechseln. Auf die Farben- und Helligkeitscontraste an der rotirenden Scheibe des Farbenkreisels sind vollends alle diese Erklärungen gar nicht anwendbar. Die Theorie der Urtheilstäuschungen begeht offenbar den Fehler, dass sie die Empfindung als etwas Absolutes ansieht, wovon dann die Contrastphänomene auffallende Ausnahmen bilden sollen. Nun ist nicht zu bestreiten, dass entweder die Reproduction früherer Eindrücke oder die directe Vergleichung mit einem andern, unabhängigen Eindruck die Empfindung beeinflussen kann. Aber es modificirt dann diese Vergleichung, die übrigens wiederum nicht als eine urtheilende Vergleichung bezeichnet werden darf, umgekehrt die ursprüngliche Empfindung, welche sich in Qualität und Intensität überall nach dem Verhältniss zu andern Empfindungen feststellt. Darum bilden aber auch solche modificirende Einflüsse keine eigentliche Ausnahme von dem Gesetz der Beziehung, wie wir es oben formulirt haben, sondern es tritt bei ihnen nur die Beziehung zu früheren oder zu unabhängig stattfindenden Eindrücken an die Stelle der für die ursprüngliche Empfindung näher liegenden der unmittelbar mit einander einwirkenden Reize. Die gezwungene Deutung, welche die HELMHOLTZ'sche Theorie den meisten Contrasterscheinungen gibt, ist wohl die Ursache gewesen, dass auch nach Aufstellung derselben eine Reihe von Beobachtern, wie FECHNER[1]), ROLLET[2]), E. MACH[3]), HERING[4]) und in verschiedenen neueren Arbeiten PLATEAU[5]), an der Hypothese einer physiologischen Wechselwirkung der Netzhautstellen festhielten. Hierbei wurde aber durchweg nicht beachtet, dass durch die Widerlegung der Annahme von »Urtheilstäuschungen« die Möglichkeit einer psychologischen Erklärung noch keineswegs beseitigt ist, und dass eine psychologische Theorie eine parallel gehende physiologische Interpretation nicht ausschließt, sondern vielmehr die Aufforderung enthält, eine solche zu suchen. Dies findet auch in der

---

1) Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss., 1860, S. 131.
2) Wiener Sitzungsber., LV, April 1867. Separatabdruck S. 21.
3) Ebend., LII, S. 317. Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie, II, 1868, S. 46.
4) Zur Lehre vom Lichtsinn, 1.—3. Mittheilung. PFLÜGER's Archiv, XL—XLIII.
5) Bulletin de l'acad. de Belgique, 2. sér. XXXIX, p. 100, XLII, p. 535, 684.

oben hervorgehobenen nahen Beziehung der Contrasterscheinungen zu dem Weber'schen Gesetze seinen Ausdruck, insofern die für das letztere gemachten hypothetischen Annahmen über die Wechselbeziehungen centraler Sinneserregungen leicht auch auf den Contrast zu übertragen sind[1].

Die aus der subjectiven Analyse der Empfindungen abgeleitete Sonderstellung der farblosen Empfindung gegenüber den Farben dürfte schließlich noch durch die Thatsachen der Entwicklung der Lichtempfindungen nahegelegt werden. Die letztere, nach welcher die Empfindung von Hell und Dunkel höchst wahrscheinlich den Farbenempfindungen vorangeht, verlangt die Unterscheidung des Processes der farblosen Empfindung als eines solchen, der nicht erst aus einer Vermischung von Farben entspringt. Dagegen wird man nicht umgekehrt sagen dürfen, dass auch die Farbenempfindung einen Process verlange, der unabhängig von der farblosen Empfindung stattfinden könne. Denn es ist nicht wahrscheinlich, dass die Farbenempfindung jemals für sich allein vorkommt; jedenfalls ist sie bei unserm eigenen Sehen stets von der farblosen Empfindung begleitet. Wir haben darum aber auch kein Recht, etwa für die farbige und für die farblose Empfindung absolut verschiedene Sehsubstanzen vorauszusetzen, sondern genetisch verständlicher scheint die Annahme, dass in gewissen morphologischen Elementen die bisher nur zur farblosen Erregung geeigneten photochemischen Stoffe eine Beschaffenheit annehmen, wodurch sie gleichzeitig zur farbigen Erregung geeignet werden. Rücksichtlich der Bedingungen, welche diese Entwicklung bestimmten, sind wir selbstverständlich auf Vermuthungen beschränkt. Dass der Tastsinn als der gemeinsame Ausgangspunkt aller speciellen Sinnesentwicklungen erscheint, wurde schon früher bemerkt (S. 289). Es liegt nahe, demzufolge die Temperaturempfindungen der Haut mit den Lichtempfindungen in eine genetische Beziehung zu bringen. Zu einer Ausführung weiterer Analogien zwischen beiden Empfindungsqualitäten, wie eine solche Preyer[2] versucht hat, bieten sich aber doch allzuwenige Anhaltspunkte. Auch fand Vitus Graber, dass augenlose oder geblendete Thiere sich für Hell und Dunkel und sogar für starke Farbenunterschiede, wie Roth und Blau, empfindlich zeigen, indem sie, wenn ihnen verschiedene Lichtqualitäten zur Wahl gestellt werden, die eine aufsuchen und die andere meiden, ohne dass gleichzeitig bestimmte Temperaturunterschiede mit einwirken. Das lichtempfindliche Organ ist aber in solchen Fällen nachweislich die allgemeine Körperoberfläche[3].

---

1) Gegen die von Hering u. A. gegenwärtig noch immer festgehaltene Hypothese, dass der Contrast auf einer Ausbreitung des Reizes auf benachbarte lichtempfindende Elemente beruhe, dürfte auch die Beobachtung, dass erblindete, ihrer empfindenden Elemente völlig beraubte Netzhautstellen scheinbar der Sitz von Contrastempfindungen sein können, ein entscheidender Gegenbeweis sein. An einer centralen Stelle meines eigenen rechten Auges treten Contrastfarben regelmäßig bei der Einwirkung verbreiteter Farbeneindrücke auf die Umgebung auf: zuerst wird die erblindete Stelle mit der Umgebung gleichfarbig gesehen; nach kurzer Zeit stellt sich dann aber die Contrastfarbe ein. (Vgl. A. Kirschmann, Phil. Stud. VIII, S. 230, 480.) Es ist klar, dass hier die Ausfüllung der blinden Stellen mit der Contrastfarbe nur auf einem centralen Vorgang beruhen kann.

2) Preyer, Pflüger's Archiv XXV, S. 78 ff. Wenn derselbe aber vollends die Farben mit den Temperatur-, das Farblose mit den Druckempfindungen in Parallele bringt, so ist dies eine Hypothese, für die keine einzige wirkliche Thatsache spricht, und die sich nur auf unzureichende Analogien stützt.

3) V. Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Thiere. Prag u. Leipzig 1884, S. 293 ff.

Grant Allen hat erörtert, dass bei den Insekten die Aufsuchung der in Blüthen enthaltenen Nahrung, wie sie die Farbenmannigfaltigkeit der Blumen verstärkt habe, so wiederum durch den Kampf ums Dasein die Entwicklung des Farbensinns befördert haben werde [1]). Aehnlich hat man überhaupt vermuthet, dass die Unterscheidung verschieden gefärbter Objecte bei den lebenden Wesen feiner geworden sei, weil sie ihnen nützlich war. Den letzten Grund des Vorgangs wird man aber in dem Kampf ums Dasein schwerlich sehen können, da eine Farbenunterscheidung schon existiren musste, ehe sie nützlich werden konnte. Im Widerspruch mit der Annahme Grant Allen's fand überdies V. Graber, dass die Thiere, wenn man ihnen zwischen verschiedener farbiger Beleuchtung die Wahl lässt, im allgemeinen nicht die Farbe einzelner auffallend gefärbter Objecte, sondern diejenige ihres allgemeinen Gesichtsfeldes, so also z. B. die fliegenden Thiere das Blau oder Weiß bevorzugen [2]). An der Hand der Sprachvergleichung hat endlich Lazarus Geiger die Annahme aufgestellt, die feinere Entwicklung des Farbensinns sei ein verhältnissmäßig spätes Product menschlicher Entwicklung, da den älteren Sprachformen die Bezeichnungen für gewisse Farben fehlen [3]). Die Hellenen zur Zeit des Homer würden hiernach z. B. zwar Roth und Grün, aber noch nicht Blau empfunden haben, und die Entwicklung der Empfindungen Orange, Indigblau, Violett würde sogar erst den allerletzten Jahrhunderten angehören. Diese Hypothese übersieht, dass die Wahl sprachlicher Bezeichnungen von praktischen Bedürfnissen bestimmt gewesen ist, welche über die Existenz der Empfindungen nichts entscheiden. Noch heute findet sich bei Naturvölkern eine verhältnissmäßige Armuth in der sprachlichen Unterscheidung der Farben, ohne dass sich bei genauerer Prüfung eine generelle Verbreitung partieller Farbenblindheit herausstellt [4]). Ja selbst bei Thieren ist, wie namentlich die Untersuchungen von V. Graber zeigen, nicht nur die Unterscheidung von Hell und Dunkel, sondern auch eine meist mit bestimmter Bevorzugung verbundene und bei einzelnen Arten sichtlich verhältnissmäßig feine Unterscheidung von Farbenstufen weit verbreitet [5]). So unzweifelhaft es also ist, dass sich die Farbenempfindungen entwickelt haben, so unwahrscheinlich ist es, dass sich diese Entwicklung seit der Zeit der Existenz des Menschen bei diesem in irgend nennenswerther Weise vervollständigt hat.

1) Grant Allen, The colour-sense, its origin and development. London 1879. Deutsche Ausg. von E. Krause. Leipzig 1880.

2) V. Graber a. a. O. S. 266 ff.

3) L. Geiger, Zur Entwicklungsgeschichte der Menschheit. Stuttgart 1871, S. 56 ff. Vgl. außerdem Hugo Magnus, Die geschichtliche Entwicklung des Farbensinns. Leipzig 1877. Eine kritische Uebersicht der hierüber entstandenen Polemik geben A. Marty, Die Frage nach der geschichtlichen Entwicklung des Farbensinns. Wien 1879, und E. Krause, Kosmos, I, S. 275, III, S. 256.

4) Grant Allen a. a. O. H. Magnus, Untersuchungen über den Farbensinn der Naturvölker. Jena 1880. R. Andree, Zeitschr. f. Ethnologie, X, S. 323. A. S. Gatchet, Americ. Naturalist, XIII, p. 475.

5) V. Graber a. a. O. S. 26, 222 ff. Siehe bei demselben auch die Zusammenstellung der älteren Versuchsergebnisse von P. Bert, Lubbock u. A., S. 3 ff.

Zehntes Capitel.

Gefühlston der Empfindung.

Neben Intensität und Qualität begegnet uns mehr oder minder ausgeprägt in jeder Empfindung ein drittes Element, welches theils durch die subjective Bedeutung, die ihm das entwickelte Bewusstsein unmittelbar beimisst, theils durch die Eigenschaft ausgezeichnet ist, dass es sich zwischen entgegengesetzten Zuständen bewegt. Wir nennen diesen dritten Bestandtheil der Empfindung den Gefühlston oder das sinnliche Gefühl. Derselbe zeigt, wie die Empfindung selbst, Unterschiede der Intensität und der Qualität, wobei übrigens jede dieser Eigenschaften wieder sowohl von der Intensität wie von der Qualität der Empfindung abhängig ist. Dies verräth sich schon an den Gegensätzen, zwischen denen das sinnliche Gefühl auf- und abschwankt. Wir bezeichnen sie als Lust- und Unlustgefühle. Beide sind qualitative Zustände, die durch einen Null- oder Indifferenzpunkt in einander übergehen, und deren jeder einerseits die verschiedensten Intensitätsstufen durchlaufen, anderseits in den mannigfaltigsten qualitativen Nuancen vorkommen kann. In der Existenz des Nullpunktes liegt zugleich ausgesprochen, dass es Empfindungen geben muss, die unbetont, nicht von sinnlichen Gefühlen begleitet sind. Auch treffen wir zahlreiche Empfindungen, deren Gefühlston sehr schwach oder unmerklich ist. Andere sind fast immer von starken Gefühlen begleitet, so dass sich bei ihnen der Gefühlston mehr als die sonstige Beschaffenheit der Empfindung der Beobachtung aufdrängt. Man pflegt sie daher, indem man den Theil für das Ganze setzt, oft schlechthin sinnliche Gefühle zu nennen.

Diese Veränderlichkeit und vielseitige Bedingtheit des Gefühlstons erschwert die Untersuchung desselben. Einerseits ist zwar das Gefühl regelmäßig durch die Intensität und Qualität der Empfindung bestimmt, und es kann daher nicht als ein ähnlich unabhängiger Bestandtheil wie die letzteren gedacht werden. Anderseits können aber doch auch, während die andern Bestandtheile der Empfindung anscheinend unverändert bleiben, die an sie geknüpften Gefühle nach Stärke und Richtung wechseln, so dass sich sofort eine unmittelbare Abhängigkeit derselben von dem gesammten Zustand des Bewusstseins uns aufdrängt. Vermöge dieser verwickelten Bedingungen, unter denen sich ihre Entstehung befindet, kommt schon in die Beschreibung der Gefühle eine kaum zu überwindende Unklarheit. Specifische Bezeichnungen von ähnlicher Unzweideutigkeit, wie

sie die Sprache für die Sinnesqualitäten geschaffen, fehlen gerade für die sinnlichen Gefühle gänzlich, da dieselben für das sprachbildende Bewusstsein meistens völlig mit den an sie geknüpften sonstigen Zuständen des Bewusstseins verschmolzen sind. Man hilft sich daher mit Ausdrücken, die entweder dem Gebiet der von zusammengesetzteren Vorstellungen und ihrem Verlauf abhängigen Gemüthsbewegungen entnommen werden, oder man benützt sogar Analogien mit rein intellectuellen Vorgängen. So gehören im Grunde schon die allgemeinen Bezeichnungen Lust und Unlust, noch mehr aber Freude und Leid, Ernst und Heiterkeit u. s. w. einer höheren Gefühlssphäre an, und eine Vermengung mit intellectuellen Vorgängen ist es, wenn man die Lustgefühle auf eine Förderung und Uebereinstimmung, die Unlustgefühle auf eine Störung des Befindens, auf einen Widerstreit des Reizes mit den Bedingungen der Erregbarkeit u. dergl. zurückführt[1]). Denn zweifelsohne ist es erst eine nachträgliche Reflexion, die uns sagt, dass die sinnlichen Lustgefühle im allgemeinen mit solchen Empfindungsreizen verbunden seien, die unser physisches Sein heben, die Unlustgefühle mit solchen, die dasselbe irgendwie hemmen oder bedrohen.

Indem wir das sinnliche Gefühl als eine dritte Bestimmung der Empfindung betrachten, die zur Qualität und Intensität in wechselndem Grade hinzutritt, liegt hierin von selbst ausgesprochen, dass es einen Gefühlston ohne eine begleitende Empfindung ebenso wenig gibt, wie eine Empfindungsqualität ohne Intensität vorkommen kann. Wenn man in jenem Falle häufiger als in diesem geneigt ist ein Product unserer Abstraction für einen selbständigen Zustand anzusehen, so liegt der Grund hiervon wohl in dem oben schon erwähnten Bedingtsein des Gefühlstons von dem Gesammtzustande des Bewusstseins, welches leicht den Schein einer relativen Unabhängigkeit von den andern regelmäßigen Elementen der Empfindung erwecken kann. Diese Beziehung zum Bewusstsein kann nun aber an sich keinen Grund abgeben, dem Gefühlston eine selbständigere Existenz zuzuschreiben als den übrigen Bestandtheilen der Empfindung, da diese in allen ihren Elementen schließlich als eine Reaction unseres Bewusstseins aufzufassen ist. Nur in einem Punkte wird die Untersuchung der Gefühlselemente die in den beiden vorigen Capiteln innegehaltenen Grenzen einigermaßen überschreiten müssen. Intensität und Qualität der Empfindung ließen sich erörtern, ohne auf die allgemeinen Gesetze des Bewusstseins Rücksicht zu nehmen. Jene subjectivere Bedeutung dagegen, die wir unmittelbar den Gefühlen beilegen, wird es unerlässlich machen, schon hier auf einige Eigenschaften des Bewusstseins

1) Lotze, Medicinische Psychologie, S. 263.

Bezug zu nehmen, deren eingehende Betrachtung einem späteren Orte vorbehalten bleibt[1]). Zugleich wird es zweckmäßig sein, schon bei dieser elementarsten Form der Gefühle auf diejenigen Gesetze hinzuweisen, die, weil sie in den allgemeinen Eigenschaften der Gefühle ihren Grund haben, auch für die zusammengesetzteren Formen ihre Geltung bewahren.

1. Abhängigkeit des Gefühls von der Intensität der Empfindung.

Die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Empfindungsstärke ist am unzweideutigsten bei intensiven Empfindungen zu erkennen, welche von Schmerz begleitet sind. Dieser ist mit einem Unlustgefühl verbunden, das mit der Intensität der Empfindung bis zu einer Maximalgrenze zunimmt. Nahe der Reizhöhe verbindet sich also die Empfindung mit einem Unlustgefühl, welches wächst, bis die Höhe erreicht ist. Jener Punkt nun, wo das Unlustgefühl anfängt, wird offenbar dem Nullpunkt der Gleichgültigkeit entsprechen; unter diesem Punkte aber werden im allgemeinen Lustgefühle zu erwarten sein. In der That bestätigt dies die Erfahrung, welche bezeugt, dass in allen Sinnesgebieten vorzugsweise Empfindungen von mäßiger Stärke von Lustgefühlen begleitet sind. So verbinden sich mit den Kitzelempfindungen, die auf rasch wechselnden Hautreizen von geringer Stärke beruhen, mit den Empfindungen mäßiger Muskelanstrengung und Muskelermüdung entschiedene Lustgefühle. Bei den höheren Sinnen tritt aus Gründen, die wir unten näher entwickeln werden, die Gefühlsbetonung der Empfindungen mehr zurück. Sie ist am ehesten noch dann nachzuweisen, wenn man möglichst die Beziehung auf zusammengesetzte Vorstellungen beseitigt, also einen einfachen Klang oder eine Farbe für sich einwirken lässt, wo dann unzweifelhaft die zunächst wohlthuende Empfindung bei wachsender Intensität allmählich in ein Unlustgefühl übergeht. Nimmt die Empfindung mehr und mehr ab, so vermindert sich gleichfalls das Lustgefühl, bis es nahe der Reizschwelle verschwindend klein geworden ist. Hiernach lässt die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Empfindungs- und Reizintensität folgendermaßen sich darstellen. Denken wir uns den Gang der Empfindungsstärken in der Weise wie in Fig. 115 S. 403 durch eine Curve dargestellt, indem wir die Reizgrößen als Abscissen benützen, so können wir die Abhängigkeit des Gefühlstones von der Reizstärke durch

1) Vgl. den vierten Abschnitt, Cap. XV.

eine zweite, von ihr abhängige Curve versinnlichen. Dieselbe ist in Fig. 141 punktirt gezeichnet, während die ausgezogene Linie das gleichzeitige Wachsen der Empfindungsstärke veranschaulicht. Lassen wir die oberhalb der Abscissenlinie errichteten positiven Ordinaten Werthe der Lust, die nach abwärts gerichteten negativen Werthe der Unlust bedeuten, so beginnt die Gefühlscurve bei der Reizschwelle *a* mit unendlich kleinen Lustgrößen und steigt dann zu einem Maximum an, welches bei einer gewissen mäßigen Empfindungsstärke *c* erreicht ist. Von da sinkt sie allmählich wieder und kommt bei *e* zum Nullpunkt, worauf mit weiterer Zunahme der Reize der Uebergang auf die negative Seite allmählich wachsende Unlustgrößen andeutet. Die Curve, welche die Abhängigkeit des sinnlichen Gefühls von der Reizstärke darstellt, unterscheidet sich demnach von derjenigen, die den Gang der Empfindungsstärken ausdrückt, wesentlich dadurch, dass sie einen Wendepunkt besitzt, womit eben die Bewegung zwischen den entgegengesetzten Zuständen der Lust und Unlust ausgesprochen ist.

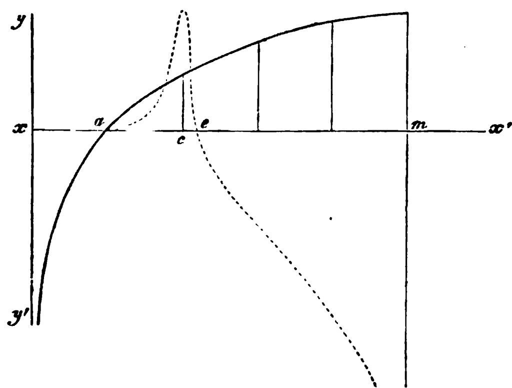


Fig. 141.

Da die Gefühle nicht, wie die Empfindungen, einem exacten Maße unterworfen werden können, so lässt sich auch über die nähere Gestalt der Gefühlscurve nichts bestimmteres angeben. Selbst in ihrem allgemeinen Verlauf ist sie nur bei solchen betonten Empfindungen zu verfolgen, die, wie die Druck- und Temperaturempfindungen der Haut, die Geschmacks- und Geruchsempfindungen sowie die Organempfindungen, die Gegensätze der Lust und Unlust deutlich erkennen lassen, während bei den Empfindungen der beiden höheren Sinne, bei denen analoge, aber doch durch die Ausdrücke Lust und Unlust nicht direct zu bezeichnende Gegensätze existiren, die Qualität der Empfindung einen so großen Einfluss ausübt, dass daneben die Intensität nur als ein die Größe dieser Qualitätswirkung mitbestimmender Factor erscheint.

Auch für die oben genannten Empfindungen der sogenannten niederen Sinne ist nun aber der ganze Verlauf der Gefühlscurve selbst in seinen oben hervorgehobenen allgemeinen Zügen nur selten zu verfolgen, theils weil schwächere Empfindungen sammt ihrer Gefühlsbetonung unserer Auf-

merksamkeit entgehen, wie bei vielen Organempfindungen, theils weil intensiveren Empfindungen andere, ebenfalls gefühlsbetonte Erregungen sich beimengen, die den Gefühlston der ursprünglichen Empfindung compliciren: so bei den Druck- und Temperaturempfindungen, mit deren höheren Graden stets Schmerzempfindungen verbunden sind. Uebrigens pflegen sich diese bei einer bestimmten Reizintensität auch den andern Empfindungen, z. B. Gesichts- und Gehörseindrücken, beizumengen und so mehr oder weniger schnell die eigenthümliche Gefühlsbetonung derselben durch das hinzutretende, immer an die Schmerzempfindung gebundene Unlustgefühl zu verdrängen[1]. Am ungestörtesten von solchen Einflüssen der Vermischung erscheint die Abhängigkeit der Lust- und der Unlustgefühle von der Stärke der Empfindung bei den im allgemeinen durch ihre lebhafte Gefühlsbetonung ausgezeichneten Geschmacks- und Geruchseindrücken, so dass hier das allmähliche Wachsen des Gefühls mit der Empfindung und sein Uebergang aus der Lust- in die Unlustphase am deutlichsten zu verfolgen ist. Zwar sind es von den Geschmäcken nur der saure und der salzige, denen man in der Regel die Eigenschaft eines bei schwächerer Einwirkung angenehmen, bei stärkerer unangenehmen Geschmacks zuschreibt, während das Süße meist ohne Einschränkung als ein angenehmer, das Bittere als ein unangenehmer Geschmack bezeichnet wird. Dennoch wird man nicht anstehen einen mäßigen bittern Geschmack, wie ihn z. B. ein gutes Bier darbietet, angenehm und dagegen die Süßigkeit einer starken Sacharinlösung unangenehm zu finden. Es scheint also doch, dass in allen diesen Fällen die gleiche Beziehung des Gefühlstons zur Stärke der Empfindung besteht. Aehnlich scheint es sich mit den Gerüchen zu verhalten, wenigstens ist es bekannt, dass Gerüche, die in concentrirter Form zu den unangenehmsten gehören, wie gewisse Producte der Theerdestillation, in geeigneter Verdünnung als Wohlgerüche Verwendung finden, und umgekehrt werden uns die angenehmsten Blumengerüche, wie Rosen-, Lavendelöl und ähnliche, in concentrirter Form unerträglich. Hiernach scheint es nicht unwahrscheinlich, dass bei allen diesen zwischen den genuinen Formen der Lust und Unlust hin und her schwankenden Gefühlen der Unterschied ihrer Abhängigkeit von der Empfindungsstärke nur auf dem verschieden raschen Verlauf der Gefühlscurve beruht. Während im einen Fall die Lust schon nahe über der Reizschwelle rasch auf ihr Maximum steigt, um dann sofort zu sinken und in wachsende Unlustwerthe überzugehen, wie dies die punktirte Curve in Fig. 141 andeutet, mag in einem andern Fall der ganze Verlauf weiter gegen die Reizhöhe verschoben und

[1] ALFR. LEHMANN, Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens. Leipzig 1892, S. 170 f.

die Gegend um das positive Maximum viel ausgedehnter sein. Der erste dieser Fälle wird bei solchen Empfindungen verwirklicht sein, die wir bei wachsender Stärke der Reize sehr bald als unangenehme, der zweite bei solchen, die wir durchgängig als angenehme betrachten.

Eine eigenthümliche Ausnahmestellung nimmt unter diesen sinnlichen Gefühlen das Schmerzgefühl ein. Wie die Schmerzempfindung eine von den Druck-, Temperatur- und andern Empfindungen, mit denen sie sich verbinden kann, verschiedene und gelegentlich auch isolirt vorkommende Empfindung ist, so ist die Gefühlsbetonung des Schmerzes durchaus zu trennen von den Gefühlen, die etwa an andere begleitende Empfindungen gebunden sind. Eine sehr starke Druck-, Wärme- oder Kälteempfindung zeigt, auch ohne dass Schmerz hinzutritt, eine unangenehme Gefühlsbetonung. Im normalen Zustand, bei Abwesenheit analgetischer Zustände, pflegt aber die den Schmerz verursachende directe Reizung der Nerven schon einzutreten, ehe bei den Druck- und Temperaturempfindungen die Unlustgrenze erreicht ist. Hier pflegt dann das etwa noch vorhandene schwache Lustgefühl der Wärme oder auch das schon auf den Nullpunkt sinkende indifferente Gefühl eines Druckes vollständig durch das Schmerzgefühl übertäubt zu werden. Dabei ist zugleich das Schmerzgefühl das einzige sicher nachweisbare Beispiel eines Gefühls, das nur als verschiedengradiges Unlustgefühl, nie aber als Lustgefühl vorkommt. Dies lässt sich wohl aus dem von allen andern Empfindungen wesentlich abweichenden Verhalten der Schmerzempfindungen erklären. Wir empfinden, wie früher (S. 436) bemerkt, Schmerz, wenn ein sehr starker Reiz, sei es von außen stammend, sei es im Organismus entstehend, bestimmte sensible Nerven trifft. Schmerzreize von minimaler Größe gibt es also überhaupt nicht, sondern jede Schmerzempfindung setzt mit einer Stärke ein, die der Reizhöhe mehr oder minder nahe liegt, und von der an dann nur noch verhältnissmäßig geringe Intensitätsänderungen möglich sind. Hiernach kann man das Wachsthum einer Schmerzempfindung durch eine sofort bei dem Punkte der Abscissenlinie mit bestimmten positiven Werthen beginnende Empfindungscurve und demnach das Wachsthum des Schmerzgefühls durch den bei e beginnenden negativen Theil der Gefühlscurve versinnlichen. Da aber dieses Verhalten nur aus den oben erwähnten psychophysischen Bedingungen der Schmerzempfindung entspringt, so lässt sich kein Einwand gegen die Allgemeingültigkeit des Satzes entnehmen, dass der an eine Empfindung gebundene Gefühlston, sofern es sich um ein reines, an eine einfache Empfindung gebundenes Lust- oder Unlustgefühl handelt, entgegengesetzte Gefühlsphasen durchläuft. Uebrigens ist dieser Satz auf Gefühle, die an zusammengesetzte Vorstellungen gebunden sind, natürlich nicht übertragbar. Da hier der

Gefühlston nur in sehr nebensächlicher Weise von der Stärke der Empfindungen, in erster Linie aber von der Art der Zusammensetzung abhängt, so lässt sich in diesem Fall irgend eine regelmäßige Beziehung zwischen der Intensität der in die Vorstellungen eingehenden Empfindungen und der Beschaffenheit der Gefühle überhaupt nicht aufstellen, und das nämliche gilt annähernd schon von den einfachen Empfindungen des Gehörs- und Gesichtssinnes, deren Qualitäten wahrscheinlich durch die wichtige Rolle, die sie in den zusammengesetzten ästhetisch wirkenden Vorstellungen spielen, einen Stimmungscharakter angenommen haben, der nicht mehr schlechthin auf Lust und Unlust zurückgeführt werden kann, sondern in andern, in gewissen Affecten deutlicher ausgeprägten Gegensätzen einen adäquateren Ausdruck findet. Sinnliche Unlust wird daher auch in diesen Sinnesgebieten niemals durch die einfachen Ton- und Lichtempfindungen selbst, sondern nur durch beigemengte Schmerzempfindungen hervorgerufen.

Wenn sich auch, wie oben bemerkt, wegen der Unmöglichkeit einer exacten Messbarkeit der Gefühlsstärke, abgesehen von der allgemeinen Form der Gefühlscurve etwas Näheres über deren Verlauf bei wachsender Empfindungsintensität nicht aussagen lässt, so scheint mir doch aus den der gewöhnlichen Beobachtung geläufigen Erscheinungen hervorzugehen, dass die in Fig. 141 gezeichnete punktirte Curve einigermaßen als ein Ausdruck des in den einfachsten Fällen zu constatirenden normalen Verhältnisses des Gefühlstones zur Stärke der Empfindung gelten dürfte. Vor allem kommt in dieser Curve die Thatsache zum Ausdruck, dass das Maximum des Lustgefühls nur an einen eng begrenzten Umfang von Empfindungsintensitäten gebunden zu sein pflegt. Ist dieses Maximum auch kein Punkt, so scheint es doch eine Strecke von verhältnissmäßig kleiner Ausdehnung zu sein. In Folge des später zu besprechenden Einflusses der Zeitdauer der Empfindung auf den Gefühlston und anderer Einflüsse mag sich dieses Maximum bei einer und derselben Empfindung erheblich verschieben können; unter constant gehaltenen Bedingungen, wie sie hier vorauszusetzen sind, scheint aber der Umfang der Lustgefühle innerhalb einer gegebenen Scala von Empfindungsstärken überhaupt relativ beschränkt zu sein und daher auch das Lustmaximum nur einen sehr kleinen Raum einzunehmen. Die Grenzen z. B., innerhalb deren uns das Saure, Salzige, Bittere u. s. w. ein Maximum angenehmen Geschmacks erweckt, scheinen mir sehr enge zu sein. Der Weg vom zu wenig zum zu viel ist z. B. nach den Erfahrungen der Kochkunst bei den Zuthaten an Salz, Säure, Gewürzen ein sehr kleiner. Wenn Lehmann in seiner vorzüglichen Arbeit über das Gefühlsleben zu dem entgegengesetzten Ergebnisse kommt, und dem Maximum der Lust im allgemeinen in der Construction seiner Curve eine erhebliche Ausdehnung zuschreibt[1], so hat dies darin seinen Grund, dass er hierbei hauptsächlich die Empfindungen der beiden höheren Sinne berücksichtigt hat, die aber, wie ich glaube, aus den oben angedeuteten Gründen an und für sich wegen der großen Zahl anderer Momente,

1) Lehmann a. a. O. S. 181.

die den Eindruck bestimmen, keine maßgebende Bedeutung besitzen. Uebrigens scheint es mir, dass auch in der Musik und Malerei überall da, wo nicht vorübergehend ungewöhnlich starke Contrastwirkungen beabsichtigt sind, die Intensität der zur normalen ästhetischen Wirkung verwandten Eindrücke im Verhältniss zur ganzen Ausdehnung der realen Empfindungsscala nur einen beschränkten Raum einnimmt.

Neben den zwischen Lust und Unlust sich bewegenden Gefühlen, für die er sich, abgesehen von dem soeben erwähnten Punkte, der oben gegebenen Darstellung der Gefühlscurve anschließt, hat überdies LEHMANN noch ursprünglich unlustbetonte Gefühle unterschieden, denen eine bloß unter der Abscissenlinie verlaufende Curve entsprechen würde. Er stützt sich dabei theils auf die Schmerzgefühle, theils aber auch auf solche unangenehme Stimmungen, die an zusammengesetzte Vorstellungen gebunden sind. Nun ist, wie oben ausgeführt, der Unlustcharakter der Schmerzgefühle nicht sowohl in den Gefühlen selbst, als in den besonderen psychophysischen Bedingungen der Schmerzempfindungen begründet. Bei den zusammengesetzten Vorstellungen aber ist überhaupt die Intensität der Empfindung von verschwindendem Einflusse auf den Charakter des Gefühls, und dieses lässt sich auch in den meisten Fällen nur gezwungen den Begriffen von Lust und Unlust subsumiren. Ich glaube, dass hier der aus der HERBART'schen Psychologie herübergenommene Begriff der »Stärke einer Vorstellung« gegenwärtig immer noch eine unberechtigte Rolle spielt. Beim Anblick eines Hauses kann ich zweifellos den einzelnen Empfindungen, aus denen sich das Bild zusammensetzt, eine gewisse Stärke beilegen. Wie aber die Vorstellung als Ganzes neben der später zu definirenden, nur indirect und keineswegs eindeutig von der Intensität der in sie eingehenden Empfindungen abhängigen »Klarheit« im Bewusstsein, noch eine ihr zukommende »Stärke« besitzen und durch diese das von ihr abhängige ästhetische Gefühl in einer irgendwie zu deutlichem Ausdruck zu bringenden einfachen Gesetzmäßigkeit bestimmen soll, begreife ich nicht. Von einer bestimmten Beziehung zwischen der Intensität des Eindrucks und dem Gefühlston kann, wie ich glaube, nur bei den einfachen Empfindungen und bei diesen sogar nur in denjenigen Fällen die Rede sein, wo der Haupteinfluss nicht von bestimmten qualitativen Eigenschaften der Empfindung ausgeht.

Während Anfang und Ende der Gefühlscurve unzweideutig durch die Werthe der Reizschwelle und der Reizhöhe gegeben sind, ist dies nicht so mit jenen beiden ausgezeichneten Punkten, die dem Maximum der positiven Lust und dem Indifferenzpunkte entsprechen. Doch lässt sich einiges über die wahrscheinliche Lage derselben aussagen. So hat für den ersteren die Annahme einige Wahrscheinlichkeit, dass er in der Nähe jenes Cardinalwerthes der Empfindung gelegen sei, wo die Empfindung proportional der Reizstärke wächst[1]). Bei schwächeren Reizen wird nämlich in der Regel die absolute Größe der Empfindung zu klein sein, als dass sich ein Lustgefühl von hinreichender Stärke damit verbinden könnte, bei intensiveren Reizen fehlt es an der genügenden Abstufung in der Intensität der Empfindungen. Dass aber diese beim Gefühl eine wesentliche Rolle spielt, geht aus der Unmöglichkeit hervor, bei beharrender Empfindungsgröße auch dieselben Lustwerthe festzuhalten. Da nun der Gefühlston der Empfindung stets, wie wir sehen werden,

1) Vgl. S. 404.

bei einer gewissen Dauer derselben abnimmt, so werden, wenn nicht abändernde Einflüsse mitwirken, im allgemeinen wohl diejenigen Reizstärken, die für den Wechsel der Empfindungen die günstigste Bedingung darbieten, auch mit den größten Lustwerthen verbunden sein. Die Analogien aus dem Gebiet der zusammengesetzteren Gemüthsbewegungen scheinen dies zu bestätigen. Für die Schätzung kleiner Schwankungen des Glücks ist der am günstigsten gestellt, bei dem die Beglückung der Zunahme der äußeren Glücksgüter annähernd proportional ist. Unter dieser Grenze ist der absolute Werth der vorhandenen Glücksgüter zu klein, über ihr sind die unter gewöhnlichen Verhältnissen vorkommenden Schwankungen ihrer Werthe in ihrer relativen Größe zu unbedeutend, um eine zureichende Befriedigung möglich zu machen. Darum bietet, wie die Erfahrung aller Zeiten lehrt, eine mäßige Segnung mit Glücksgütern für das Gefühl der Beglückung die günstigsten Bedingungen.

2. Abhängigkeit des Gefühls von der Qualität der Empfindung.

Jede Empfindung besitzt einen von ihrer Qualität abhängigen Gefühlston, der aber in allen den Fällen, in denen die Stärke der Empfindung dem oben erörterten Nullpunkte der Gefühlscurve entspricht oder nahe kommt, von verschwindender Größe zu sein pflegt. Näher definiren lässt sich dieser qualitativ bestimmte Gefühlston natürlich ebenso wenig, wie sich die Empfindungsqualität selbst definiren lässt. Aber jene Thatsache findet doch darin ihren Ausdruck, dass wir die Namen von Affecten, die uns solchen einfachen Gefühlen irgendwie verwandt erscheinen, mit Vorliebe gerade auf die von der Qualität der Empfindung abhängigen Gefühlstöne übertragen. So reden wir von dem behaglichen Einfluss einer mäßigen Wärme, von einem abscheulichen bitteren Geschmack u. s. w. Vollständiger ausgebildet in dem subjectiven Eindruck sowohl wie in der sprachlichen Bezeichnung finden sich jedoch diese Qualitätsbestimmungen nur bei denjenigen sinnlichen Gefühlen, die zugleich als elementare Factoren ästhetischer Wirkungen vorkommen, und bei denen vermöge der eigenthümlichen Entwicklung der betreffenden Sinne die Abhängigkeit des Gefühls von der Intensität der Empfindung von relativ geringer Bedeutung wird. Die Empfindungen der beiden objectiven Sinne, des Gehörs- und des Gesichtssinnes, die bei der obigen Untersuchung fast ganz außer Betracht bleiben mussten, sind daher umgekehrt die einzigen Sinnesgebiete, auf denen sich die Beziehungen zwischen Empfindungsqualität und Gefühlston eingehender untersuchen lassen.

Unter den Schallempfindungen bieten vorzugsweise die Tonhöhen und Klangfarben Anlass zu mannigfachen Gefühlen. Das mit der Tonhöhe verbundene Gefühl lässt nach den Gemüthslagen, denen es ent-

spricht, nur eine sehr allgemeine Bestimmung zu. Tiefe Töne scheinen uns dem Ernst und der Würde, hohe Töne der Heiterkeit und dem Scherz einen Ausdruck zu geben, während die mittleren Höhen der Tonscala mehr einer gleichförmig angenehmen Stimmung entsprechen[1]. Mannigfaltiger sind die Gefühle, die sich an die Klangfarbe anschließen. Aber wie die letztere auf eine Mehrheit von Tönen zurückgeführt werden kann, so scheint es möglich, auch das begleitende Gefühl aus jenen Grundcharakteren der Stimmung abzuleiten, welche der wechselnden Tonhöhe innewohnen. Diejenigen Klangfarben nämlich, bei denen der Grundton rein oder nur mit den nächsthöheren Obertönen verbunden ist, wie z. B. die von den Flötenpfeifen der Orgel hervorgebrachten Klänge, sind dem Ausdruck ernsterer Stimmungen angepasst, wogegen solche Klangfarben, welche auf dem starken Mitklingen hoher Obertöne beruhen, wie die Klänge der meisten Streich- und Blasinstrumente, mehr den heiter oder leidenschaftlich angeregten Gemüthslagen entsprechen. Wo der durch die Klangfarbe hervorgerufene Gefühlston mit demjenigen in Widerspruch steht, welcher der Tonhöhe der Klänge verbunden ist, da können sich Gefühle von eigenthümlicher Färbung bilden, deren Wesen eben auf dem Contraste der Empfindungen beruht. Sie liegen jenen zwiespältigen Stimmungen zu Grunde, welche die Sprache in ihren äußersten Graden metaphorisch als Zerrissenheit des Gemüths bezeichnet, während ihre mäßigeren Werthe die verschiedensten Färbungen melancholischer Stimmung darstellen. Diese Gefühle finden daher zuweilen in den Klangfarben der Streichinstrumente von geringer Tonhöhe ihren adäquaten Ausdruck. Ganz anders gestaltet sich unter denselben Bedingungen der Gefühlscharakter des Klangs, wenn dieser, wie bei den Blechinstrumenten, gleichzeitig eine bedeutende Stärke besitzt. Hier gewinnt der Klang den Charakter energischer Kraft. Wo der Grundton überwiegt, wie beim Horn, da erscheint dann diese Kraft durch Ernst gedämpft und kann, bei sinkender Klangstärke, selbst bis zur Schwermuth herabgedrückt werden. Zu seinem lautesten Ausdruck kommt jenes Kraftgefühl bei dem von hell schmetternden Obertönen begleiteten Schall der Trompete. Ernst mit gewaltiger Kraft gepaart klingt endlich in den Tonmassen der Posaune und des Fagotts an. Natürlich kann übrigens ein und derselbe Klang durch wechselnde Stärke mehr dem einen oder dem andern Gefühlston angepasst werden. Dabei kommt in Betracht, dass sich mit der Stärke immer auch etwas die Klangfarbe verändert, da bei wachsender Klangstärke die höheren Obertöne stärker mitklingen. Gehoben wird endlich die Wirkung durch

---

1) Deutlicher als unser tief und hoch enthalten die griechisch-lateinischen Benennungen *βαρύ*, grave, und *ὀξύ*, acutum, die Hinweisung auf diese Bedeutung der Töne.

die Verhältnisse der zeitlichen Dauer der Klänge. Der langsame Wechsel der letzteren gibt den ernsten und schwermüthigen, der schnelle den freudigen und gehobenen Stimmungen Ausdruck, daher die langsame Klangbewegung die Wirkung der tiefen, die rasche diejenige der hohen Tonlagen verstärkt. Diese Verbindung wird überdies durch die physiologischen Bedingungen der Tonauffassung begünstigt, indem langsame Tonschwingungen im Ohr nicht so rasch gedämpft werden als schnelle und deshalb eine längere Nachdauer der Erregung zurücklassen, welche den schnellen Wechsel der Empfindungen erschwert.

Der Charakter solcher Klänge, die von hohen Obertönen begleitet sind, gewinnt nicht selten dadurch eine eigenthümliche Beschaffenheit, dass einzelne dieser höheren Partialtöne mit einander Schwebungen bilden und Dissonanz erzeugen. Wo auf diese Weise die Dissonanz nur einen Klang begleitet, dessen überwiegende Bestandtheile consonant sind, da fügt sie der sonstigen Wirkung die Eigenschaft einer gewissen Unruhe hinzu, die in dem raschen Wechsel der dissonirenden Klangbestandtheile ihren unmittelbaren sinnlichen Grund hat. Diese Unruhe kann aber natürlich verschiedene Färbungen annehmen, die sich nach der sonstigen Natur des Klanges richten. Hat letzterer einen sanfteren Charakter, so liegt in der Dissonanz der höheren Partialtöne das sinnliche Element einer melancholisch-zerrissenen Gemüthsstimmung; starken Klängen theilt sich dagegen die Stimmung ungeduldiger Energie mit. Derselbe Charakter der Unruhe gelangt zur vorherrschenden Wirkung bei dissonanten Zusammenklängen, bei welchen jene wechselseitige Störung, die im vorigen Fall nur einzelne Partialklänge betroffen hat, über eine ganze Klangmasse sich ausdehnt. Wenn solche unruhige Stimmungen möglichst stark ausgedrückt werden sollen, so bedient sich daher die harmonische Musik dissonanter Zusammenklänge. Dabei verlangt die melancholische Stimmung, wie überhaupt eine getragenere Tonbewegung, so auch langsamere Schwebungen, denen dann zugleich die hierbei nicht selten entstehenden tiefen Stoßtöne ihren eigenthümlichen Charakter mittheilen können, während den energischeren Gemüthsbewegungen, die durch rasch bewegliche Klangmassen musikalisch geschildert werden, die scharfe, geräuschähnliche Dissonanz entspricht. Aber da alle ästhetische Wirkung der Befriedigung zustrebt, so verlangt die Dissonanz in allen Fällen eine Auflösung in consonante Zusammenklänge, welche in harmonischen Verhältnissen stehen. Doch ist die Consonanz, wie schon früher[1]) angedeutet wurde, mehr als eine bloß aufgehobene Dissonanz, indem sie als positives Erforderniss das Zusammentönen verwandter Klänge voraus-

1) Seite 470.

setzt. Consonanz und Harmonie gehören daher dem Gebiet der ästhetischen Gefühle an, während die Rauhigkeit des Klangs ein sinnliches Gefühl ist, das aber, wie alle sinnlichen Gefühle der höheren Sinne, zum Element ästhetischer Wirkung werden kann [1]).

Gewisse musikalische Instrumente erlangen durch bestimmte Obertöne hauptsächlich ihre charakteristische Klangfarbe. So scheint der eigenthümlich näselnde Ton der Viola und Clarinette davon herzurühren, dass wegen der Dimensionen der Resonanzräume oder Ansatzröhren, in denen die Luft schwingt, die ungeradzahligen Partialtöne vorzugsweise stark sind. Bei den Saiteninstrumenten steht es zum Theil in der Willkür des Spielenden, welche Obertöne er stärker will anklingen lassen, da dies von der Stelle abhängt, an welcher die Saite angeschlagen oder gestrichen wird [2]). Werden durch die Art des Anschlags nur die geradzahligen Partialtöne hervorgehoben, so entsteht eine eigenthümlich leere und klimpernde Klangfarbe. Beiden Arten von Klängen, denen mit ungeradzahligen wie denen mit geradzahligen Partialtönen, scheint etwas zu fehlen, wenn man sie mit dem vollen, abgerundeten Klang solcher Instrumente vergleicht, die, wie z. B. die Zungenpfeifen der Orgel, alle Obertöne in mit ihrer Höhe abnehmender Stärke hervorbringen, daher auch solche in ihrer Klangfarbe einseitige Instrumente hauptsächlich in der Orchestermusik zur Anwendung kommen, wo sie in begleitenden Klängen anderer Färbung ihre Ergänzung finden. Nicht minder ungenügend erscheint uns die Wirkung jener musikalischen Klänge, denen alle Obertöne fehlen, die also dem reinen Ton sich annähern, wie dies z. B. bei den Klängen der Labialpfeifen der Orgel und der Flöte der Fall ist. Solche Klänge eignen sich zwar durch ihre gleichmäßige Ruhe mehr als alle andern zur sinnlichen Grundlage einfacher Schönheit, aber es fehlt ihnen durchaus die Mannigfaltigkeit des Ausdrucks, die eine wesentliche Bedingung ästhetischer

---

1) Ueber die Ursachen der Gefühle der Consonanz und Harmonie vgl. Cap. XII und XIV.

2) Wird z. B. eine Saite an der Stelle angeschlagen, wo ihr erstes Drittel in das zweite übergeht, so kann sich an dieser kein Schwingungsknoten bilden, es fällt daher der zweite Oberton, der je 3 Schwingungen auf eine des Grundtons hat, hinweg, und ebenso werden die höheren ungeradzahligen Partialtöne schwächer. Wird die Saite dagegen in ihrer Mitte angeschlagen, so fällt der erste Oberton, die Octave des Grundtons hinweg, und die geradzahligen Partialtöne werden geschwächt. Wird die Saite nahe der Mitte angeschlagen, so klingen vorzugsweise die tiefsten Partialtöne mit, wird die Anschlagstelle möglichst an das Ende verlegt, so werden dadurch die hohen verstärkt. Bei den Streichinstrumenten sind darum die tiefen Partialtöne stärker, wenn man nahe dem Griffbrett, die hohen, wenn man nahe dem Stege streicht. Da im letzteren Fall zugleich die Klangstärke größer ist, so wird im allgemeinen für das Piano die erste, für das Forte die zweite Art des Bogenansatzes gewählt. Deshalb sind beim Forte der Violine die hohen Obertöne verhältnissmäßig viel stärker, das Piano nähert sich mehr dem einfachen Ton ohne Klangfarbe. Am Clavier ist die Anschlagstelle des Hammers so gewählt, dass der siebente Partialton (oder sechste Oberton) hinwegfällt; außerdem sind bei diesem Instrument die tiefen Noten von stärkeren Obertönen begleitet als die hohen, weil bei den letzteren die Anschlagstelle des Hammers im Verhältniss zur ganzen Saitenlänge nicht so nahe an das Ende fällt. Bei den Streichinstrumenten ist die Stärke der Partialtöne endlich noch wesentlich von der Resonanz des Kastens abhängig, dessen Eigenton einem der tieferen Töne des Instruments entspricht. Bei den hohen Noten wird daher in diesem Fall hauptsächlich der Grundton durch die Resonanz verstärkt, bei den tiefsten Tönen werden mehr die Obertöne gehoben. (Vgl. Zamminer, Die Musik und die musikalischen Instrumente. Gießen 1855, S. 12, 36.)

Wirkung ist[1]). Die ruhige Befriedigung des einfach Schönen kommt da erst zur vollen Geltung, wo sich solche aus dem Widerstreit mannigfacher Gemüthsbewegungen entwickelt. Hierin liegt wohl das Geheimniss der Thatsache, dass bei allen Instrumenten mit scharf ausgesprochener Klangfarbe das Solospiel seinen größten Erfolg dann erringt, wenn es ihm gelingt, die Klangfarbe fast ganz zu überwinden, indem es dem widerstrebenden Werkzeug die Reinheit des einfachen Tons entlockt. Aber der Zauber des Spiels verschwindet sogleich, wenn, wie bei der Flöte, das Instrument von selbst und in unveränderlicher Weise die einfachen Töne hervorbringt. Die Alten scheinen in dieser Beziehung anders gefühlt zu haben als die Neueren: ihnen, denen die Flöte das preiswürdigste Instrument schien, war auch hier das einfach Schöne für sich genug; wir verlangen, dass es sich erst aus dem Conflict widerstrebender Gefühle herausarbeitet; den Neueren gilt daher die Violine als die Königin der Instrumente. Bei ihr treffen alle Bedingungen zusammen, um sie zum Ausdrucksmittel der mannigfachsten Stimmungen zu befähigen: bedeutender Umfang der Tonhöhen, größte Abstufung der Klangstärke, verbunden mit der Möglichkeit, den Ton langsam oder rasch an- und abschwellen zu lassen, endlich die verschiedensten Schattirungen der Klangfärbung je nach Ort und Art des Anstrichs. Kein Instrument folgt daher so unmittelbar wie sie der Gemüthsbewegung des vollendeten Spielers.

Der Gefühlston der Lichtempfindungen ist theils vom Farbenton theils von der Lichtstärke und Sättigung abhängig. Hiernach bilden die Qualitäten des Gefühls eine Mannigfaltigkeit, welche sich in einer durchaus dem System der Lichtempfindungen entsprechenden Weise nach drei Dimensionen erstreckt. Zunächst entsprechen daher den Polen des Weiß und Schwarz auf der Farbenkugel (Fig. 131, S. 504) entgegengesetzte sinnliche Gefühle, dem Schwarz der Ernst und die Würde, dem Weiß die heiteren, lebensfreudigen Stimmungen. Zwischen beiden schwebt das Grau als Ausdruck einer zweifelhaften Gemüthslage. Das sinnliche Gefühl, das sich an die reinen Farben knüpft, verschaffen wir uns am ehesten in vollkommen einfarbiger Beleuchtung, also z. B. beim Sehen durch farbige Gläser, wo, wie Goethe treffend sagt, man gleichsam mit der Farbe identisch wird, indem sich Auge und Geist unisono stimmen[2]). Die Thatsache, dass die Farben eine in sich zurücklaufende Reihe bilden, spricht sich auch in dem Gefühlston derselben aus, indem die größten Gegensätze des Gefühls auf den gegenüberliegenden Hälften des Farbenkreises sich finden, das Purpur aber und das ihm complementäre Grün unter den reinen Farben die Uebergänge zwischen beiden Gefühlsseiten vermitteln. Die Farbentöne von Roth bis Grün hat Goethe als die Plus-Seite, diejenigen

1) Natürlich schließt dies nicht aus, dass solche reine obertonfreie Klänge für einzelne musikalische Zwecke in bevorzugter Weise geeignet sein können. Zumeist ist es dann gerade der Gegensatz zu den volleren Klängen, dem sie, als Symbole vollendeter Reinheit der seelischen Stimmungen, ihre Wirkung verdanken.

2) Goethe's Farbenlehre § 763. Werke letzter Hand, LII, S. 311.

von Grün bis Violett als die Minus-Seite des Farbenrings bezeichnet, um damit anzudeuten, dass jenen ein erregender, diesen ein herabstimmender Gefühlston innewohne[1]). Da die Unterschiede des Gefühls allgemein mit den Unterschieden der Empfindungen zunehmen, so ist anzunehmen, dass sich auch hier diejenigen Farben am meisten unterscheiden werden, zwischen denen innerhalb des Farbenkreises die größte Zahl von Abstufungen liegt. Unter den Hauptfarben bieten offenbar, wie auch Goethe erkannt hat, Gelb und Blau den größten Unterschied des Gefühls. Das zu Gelb complementäre Violett hat schon etwas von der aufregenden Stimmung des Roth an sich. Gelb wird daher von den Malern vorzugsweise als die warme, Blau als die kalte Farbe bezeichnet[2]). Das Grün hält auch nach seinem Gefühlston die Mitte zwischen Gelb und Blau: es ist die Farbe der ruhig heitern Stimmung, die wir deshalb am ehesten als dauernde Umgebung ertragen. Während so den drei mittleren Hauptfarben des Spektrums Gefühle entsprechen, welche die sinnlichen Grundlagen einfacher Gemüthsstimmungen, der einfachen Anregung und Beruhigung sowie des Gleichgewichts zwischen beiden, bilden, gehören die Endfarben den unruhigen, aufgeregteren Stimmungen an, wobei aber der allgemeine Charakter der Plus- und Minusseite erhalten bleibt. So ist das Roth die Farbe energischer Kraft. Bei großer Lichtstärke wohnt ihm mehr als irgend einer andern ein aufregendes Gefühl inne, wie denn bekanntlich Thiere und Wilde durch eine blutrothe Farbe gereizt werden. Bei geringerer Lichtstärke dämpft sich sein Gefühlston zu Ernst und Würde herab, ein Charakter, den es noch vollständiger im Purpur annimmt, wo es zu den Farben der ruhigeren Stimmung, Violett oder Blau, übergeht. Das Violett endlich zeigt, entsprechend seiner gleichzeitigen Verwandtschaft zu Blau und Roth, einen Zug düsteren Ernstes und einer unruhig sehnenden Stimmung, der auch dem Indigblau schon theilweise zukommt.

Die Wirkung der reinen Farben kann nun in entgegengesetzter Weise modificirt werden, je nachdem entweder durch die Beimengung von Weiß ihre Sättigung abnimmt, oder aber in Folge der verminderten Lichtstärke sie sich dem Schwarz nähern. Beiden Veränderungen entsprechen Modificationen des Gefühls, die sich im allgemeinen als eine Combination der

1) Farbenlehre 6. Abth. S. 309 ff. Vgl. auch Fechner, Vorschule der Aesthetik. Leipzig 1876, II, S. 212 ff. Alfr. Lehmann, Farvernes elementäre Aesthetik. (Elementare Aesthetik der Farben.) Kopenhagen 1884.

2) Um sich von der gegensätzlichen Wirkung beider Farben zu überzeugen, hat schon Goethe die Betrachtung einer Winterlandschaft abwechselnd durch ein gelbes und durch ein blaues Glas empfohlen. Dass übrigens hierbei neben der unmittelbaren Wirkung der Farben zweifelsohne auch Associationen wirksam sind, werden wir unten erörtern.

Wirkung des reinen Weiß und Schwarz mit derjenigen der betreffenden Farbe betrachten lassen. So wird die aufregende Wirkung des Roth durch verminderte Sättigung im Rosa zu einem Gefühl gemildert, dass an den Affect aufgeregter Freude erinnert. In dem weißlichen Violett oder Lila hat sich der melancholische Ernst des dunkeln Violett zu einer sanften Schwermuth ermäßigt, und im Himmelblau hat die kalte Ruhe des gesättigten Dunkelblau einer ruhigen Heiterkeit Platz gemacht. Nicht minder wird die erregende Stimmung des Gelb durch den Zusatz von Weiß zu dem ruhigeren Lustgefühl ermäßigt, das der Empfindung des Sonnenlichtes entspricht, und das Grün verliert durch verminderte Sättigung von seinem ausgleichenden Charakter, indem sich etwas von der erregenden Wirkung des Hellen ihm beimengt. Dagegen nehmen alle Farben, die an und für sich einen ernsten Charakter tragen, wie Roth, Violett, Blau, und auch das Grün, insofern es durch seine Zwischenstellung zum Ausdruck einfachen Ernstes befähigt wird, mit verminderter Lichtintensität an Ernst des Ausdrucks immer mehr zu. Nur beim Gelb wirkt die Lichtabnahme vielmehr als ein Gegensatz zu der an und für sich dem weißen Lichte verwandten Stimmung der Farbe. So erhält denn das dunkle Gelb und das ihm gleichende spektrale Orange einen Ton gedämpfter Erregung, der, wenn die Lichtabnahme noch weiter geht, im Braun schließlich einer völlig neutralen Stimmung weicht. Dies ist offenbar der Grund, weshalb wir neben dem gesättigten Grün, der einzigen eigentlichen Farbe, der eine ähnlich neutrale Bedeutung zukommt, und dem Grau, das zwischen den entgegengesetzten Stimmungen von Weiß und Schwarz in der Mitte liegt, noch das Braun als Farbe derjenigen Gegenstände wählen, die uns fortwährend umgeben. Aber unter diesen dreien nimmt die Indifferenz der Stimmung zu mit dem Verlust des entschiedenen Farbencharakters. Das Grün, obgleich in der Mitte stehend zwischen dem erregenden Gelb und dem beruhigenden Blau, entbehrt darum doch nicht des Ausdrucks, sondern in ihm wird eben jenes Gleichgewicht des Gefühls zwischen Erregung und Ruhe selber zur Stimmung. Viel gleichgültiger ist schon das Braun, und völlig verloren gegangen ist der Gefühlscharakter der Farbenwelt in dem Grau. Braun und Grau wählen wir daher als Farben unserer Kleidung, unserer Tapeten und Möbel, so recht eigentlich in der Absicht nichts damit auszudrücken.

Wenn mehrere Farben neben einander auf das Auge einwirken, so bestimmt der wechselseitige Einfluss, den sie auf einander ausüben, mit der Empfindung auch das sinnliche Gefühl[1]). Wird durch den Contrast eine Farbe gehoben, so muss damit der ihr beiwohnende Gefühlston eben-

1) Vgl. die Contrasterscheinungen Cap. IX. S. 518 ff.

falls verstärkt werden, und das entgegengesetzte tritt ein, wenn die Lichteindrücke sich schwächen. Die beiden gegen einander um 180° gedrehten Farbenkreise in Fig. 133 (S. 522) veranschaulichen daher auch diese Seite der Farbenwirkung, indem die gegenseitige Hebung der Farben für die zusammentreffenden Complementärfarbenpaare am größten ist und sich mit dem Lageunterschied der einander inducirenden Farben mehr und mehr vermindert. Analog dem Farben- wirkt der Helligkeitscontrast, der entweder mit dem ersteren sich verbinden oder aber verschiedene Helligkeitsstufen einer und derselben Lichtqualität in ihrem Eindruck verstärken kann [1].

Die Gefühle, welche sich an die Schall- und Lichtempfindungen knüpfen, bewegen sich zwischen Gegensätzen, wie alle Gefühle. Aber die einander entgegengesetzten Zustände können hier nicht mehr, wie bei den niedrigeren Sinnesempfindungen, einfach als Lust und Unlust bezeichnet werden. Wenn durch tiefe Töne Ernst und Würde, durch hohe Frohsinn und heiteres Spiel ausgedrückt werden, wenn dem Roth und Gelb ein aufregender, dem Blau ein beruhigender Gefühlston innewohnt, so sind dies Gegensätze, die sich den Begriffen Lust und Unlust kaum mehr unterordnen lassen. Allerdings fehlt der Schall- und Lichtempfindung auch dieser Gegensatz nicht, aber er tritt doch bei Empfindungen von mäßiger Stärke hinter der sonstigen Qualität der Gefühle zurück. Da nun die Tast- und Gemeinempfindungen überhaupt von qualitativ einförmiger Beschaffenheit sind, so ist es begreiflich, dass auch die an sie gebundenen Lust- und Unlustgefühle nur geringe qualitative Färbungen erkennen lassen. Dazu kommt, dass durch den Einfluss des Selbstbewusstseins auf die Gemeingefühle die starke Ausprägung des Gegensatzes zwischen Lust- und Unluststimmungen begünstigt wird, wie wir unten noch sehen werden. Das nämliche gilt im wesentlichen vom Geruchs- und Geschmackssinn, welche zwar, entsprechend der größeren Mannigfaltigkeit ihrer Qualitäten, verschiedenartigere Gefühlsfärbungen zulassen, bei denen aber ebenfalls die subjective Beziehung der Gefühle im Vordergrunde steht. Bei den Tönen und Farben erst wird der an die Qualität geknüpfte Gefühlston selbständiger, während sich zugleich der Gegensatz der Lust- und Unluststimmung beinahe bis zum Verschwinden ermäßigt. Nur eine schwache Beziehung bleibt noch darin erhalten, dass der ernste Charakter, wie er den tiefen Klängen und dem Schwarz innewohnt, mehr an ein Unlustgefühl, der erregende, der den hohen Klängen und dem Weiß zukommt, an ein Lustgefühl anklingt. Es scheint, dass eine solche Beziehung für

---

1) A. Kirschmann, Phil. Stud. VII, S. 362 ff. Vgl. hierzu Cap. XIV.

eine ursprünglichere Stufe der Sinnlichkeit noch lebendiger ist als für unser entwickeltes Bewusstsein, da bei Kindern und Wilden das Gefühl für Hell und Dunkel, für hohe und tiefe Töne weit mehr in den unmittelbaren Formen der Lust und Unlust sich äußert. Der Umstand aber, dass die Gefühlsqualitäten der höheren Sinne sich fast vollständig von diesen Gegensätzen befreien, macht sie gerade geeignet zu Elementen der ästhetischen Wirkung zu werden. Denn diese kann sich mit einem entschiedenen Gefühl sinnlicher Unlust schlechterdings nicht vertragen, sondern verlangt als elementare Factoren Gefühle, welche sich in den mannigfachsten Abstufungen zwischen Gegensätzen bewegen, die in dem allgemeinen Rahmen einfacher sinnlicher Lust noch eingeschlossen sind oder doch nur ausnahmsweise, um durch gewisse Contraste die Wirkung zu verstärken, aus demselben heraustreten. Es ist nun aber höchst bemerkenswerth, dass sich auch solche an gewisse Sinnesqualitäten gebundene Gefühlsformen, die den Begriffen der Lust und Unlust nicht einfach unterzuordnen sind, immerhin zwischen Gegensätzen bewegen. Dies beweist, dass der Gegensatz mit seiner Vermittlung durch eine Indifferenzlage gleichgültiger Stimmung ein dem Gefühl wesentlich zukommendes Attribut ist.

Genauere Rechenschaft geben kann man natürlich über die Natur dieses Gegensatzes nur da, wo die Einordnung der Sinnesqualitäten in ein Continuum gelingt, also bei den Schall- und Lichtempfindungen. Bei beiden verhalten sich die Gefühlsgegensätze wesentlich verschieden. In der Tonreihe, die nur eine Dimension besitzt, ist auch nur ein Gegensatz mit einer Vermittlung möglich: der Gegensatz der tiefen und hohen Töne mit ihrem Gefühlscontrast des Ernstes und der Heiterkeit, zwischen ihnen die mittleren Tonhöhen als Vertreter der einfach gleichmüthigen Stimmung. Wesentlich erweitert wird aber der Gefühlsumfang der Schallempfindungen durch den Klang, in dem sich eine abgestufte Mannigfaltigkeit einfacher Töne zu einem einzigen Eindruck verbindet. Da der Klang aus Tönen besteht, so muss auch die Gefühlsfärbung, die ihm beiwohnt, in die einfachen Gefühlsformen der Töne aufzulösen sein. Aber das Neue der Klangwirkung liegt darin, dass in ihm nicht bloß die Stimmung, die mit dem Tone verbunden ist, dadurch gehoben werden kann, dass sich nur die tieferen Obertöne zum Grundton hinzugesellen, sondern dass außerdem neue Gefühle entstehen, indem namentlich bei der Verbindung hoher Obertöne mit tiefen Grundtönen contrastirende Elementargefühle sich zu eigenthümlichen Stimmungen vereinigen können. So entsteht eine Reihe sich durchkreuzender Gegensätze, welche das in Fig. 142 dargestellte Schema anzudeuten sucht. Jedem dieser Ton- und Klanggegensätze entsprechen Contraste des Gefühls, die allmählich durch vermittelnde Zwischenstufen einem Indifferenzpunkt sich nähern, durch den sie in einander übergehen. Den tiefen Tönen und Klangfarben zur linken Seite entsprechen die ernsten, den hohen zur rechten die heiteren Stimmungen; bei größerer Klangstärke sind alle Stimmungen mit einem gehobenen, energischen, bei geringerer Klangstärke mit einem gedämpften, sanften Gefühlston

verbunden. Da sich zwischen den hier herausgegriffenen Strahlen alle möglichen Uebergänge denken lassen, so kann man sich vorstellen, alle durch die Klangfarbe bestimmten Gefühlstöne seien in einer Ebene angeordnet, deren eine Dimension, dem Continuum der einfachen Töne entsprechend, die Contraste von Ernst und Heiterkeit mit ihren Uebergangsstufen enthalte, während die zweite, welche die Stärke der Theiltöne abmisst, die Gegensätze des Energischen und Sanften vermittelt. Mit diesen vier Ausdrücken möchten in der That die vier Elementargegensätze musikalischer Wirkung, so weit sie in Worten sich angeben lassen, bezeichnet sein.

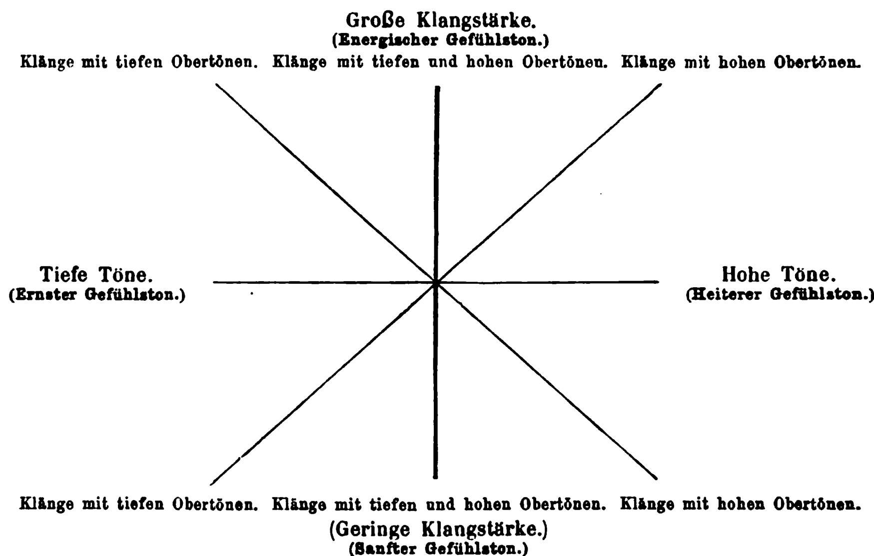


Fig. 142.

Die Reihe der einfachen Farben unterscheidet sich von der Tonreihe wesentlich dadurch, dass sie, wie die Farbenempfindungen eine in sich zurückkehrende Linie bilden, so auch zwei Uebergänge des Gefühlstones enthält, obzwar bei den Farben selbst wie bei den Tönen nur ein einziger Gegensatz der Stimmung existirt, der einerseits im Gelb, anderseits im Blau am stärksten ausgeprägt zu sein scheint. Dieser Gegensatz ist der der Lebhaftigkeit und der Ruhe. Es ist eigenthümlich, dass wir uns gerade bei den Farben, bei denen doch die Bewegung oder zeitliche Dauer nicht in der Weise wie bei den Tönen für das Gefühl mitbestimmend wird, zu diesen von der Bewegung entliehenen Bezeichnungen gedrängt sehen. Zwischen dem Gelb und dem Blau gibt es aber zwei Uebergänge: einen durch das Grün, den andern durch die röthlichen Farbentöne, das eigentliche Roth, Purpur und Violett. Beide Uebergänge haben nun eine sehr verschiedene Bedeutung für das Gefühl. In dem Roth und den ihm verwandten Farben ist die Bewegung des Gelb und die Ruhe des Blau zu einem zwischen Bewegung und Ruhe hin- und herwogenden Zustand der Unruhe geworden. Diese Vermittlung durch den Zwiespalt ist am deutlichsten

in den blaurothen Farbentönen, wie im Violett, repräsentirt. Das Grün dagegen drückt ein wirkliches Gleichgewicht aus. Gegenüber dem erstarrenden Blau und dem erregenden Gelb verbreitet es ein befriedigendes Ruhegefühl. Für den Gefühlston hat also der doppelte Uebergang der Farbenreihe seine Bedeutung darin, dass der eine, der durch die Mischfarbe des Purpur, die Gegensätze zu einem dissonirenden Gefühle mischt, der andere, der durch das einfache Grün, sie in ein harmonisches Gleichgewicht setzt. So hat auch diese doppelte Ausgleichung in einer allgemeinen Eigenthümlichkeit des Gefühls ihren Grund, die schon bei der Klangwirkung, wenngleich in anderer Weise, zur Geltung kommt: nämlich in der Existenz zwiespältiger oder dissonirender Gefühle. Zwischen je zwei Gegensätzen des Gefühls gibt es einen Indifferenzpunkt der Gleichgültigkeit; gewissen Gemüthszuständen ist es aber eigen, dass in ihnen das Gefühl fortwährend zwischen jenen Gegensätzen hin- und herschwankt. Das ruhige Beharren auf dem Indifferenzpunkt ist ein stabiles, das unruhige Oscilliren zwischen beiden Lagen ein labiles Gleichgewicht des Gemüths. Es gibt vielleicht keine zwei Gefühlsgegensätze, zwischen denen nicht solche Zustände des labilen Gleichgewichts vorkommen. Aber hauptsächlich sind die Zustände dieser Art an solche Empfindungen gebunden, welche die Bedingungen zu einem Contrast des Gefühls unmittelbar in sich tragen. So geben unter den Klängen vorzugsweise jene einer zwiespältigen Stimmung Ausdruck, deren eigenthümliche Klangfarbe auf dem Nebeneinander tiefer Grundtöne und hoher Obertöne beruht. Aehnlich verhält es sich mit den Farbeneindrücken. Während das reine Grün die Farben, zwischen denen es den Uebergang bildet, in sich nicht mehr neben einander enthält, erscheint uns das Violett und der angrenzende Theil des Purpur aus Blau und Roth, also aus Farben von contrastirendem Gefühlston gemischt. Bringen wir hiernach die einfachen Farben mit den einfachen Tönen in Parallele, so begegnet uns in Bezug auf den ihnen beiwohnenden Gefühlston der nämliche Unterschied, der sich in der reinen Qualität der Empfindungen darstellte. Zwar existirt bei den Farben, wie bei den Tönen, nur ein einziges Gegensatzpaar, aber da zwischen den Gliedern dieses Gegensatzes zwei Uebergänge möglich sind, einer, der den Gegensatz in einem einfachen Zwischengefühl aufhebt, und ein zweiter, der ihn durch ein contrastirendes Gefühl vermittelt, so kann die Reihe der einfachen Gefühle nicht mehr durch eine gerade Linie, sondern nur durch eine geschlossene Curve dargestellt werden. Mit Rücksicht auf ihre Bedeutung als Uebergangsstimmungen wird hierbei dem Grün angemessener das Violett als das Purpur gegenüberzustellen sein, und es werden dem entsprechend Roth und Indigblau, Gelb und Blau einander gegenüber zu liegen kommen; das Purpur hat dann in dieser Stimmungscurve der Farbentöne nur die Bedeutung eines Roth, das wenig durch Violett modificirt ist. Um die verschiedene Weise des Uebergangs von der Plus- zur Minus-Seite anzudeuten, wählen wir wieder die Darstellung in einer dem Dreieck sich nähernden Figur: die gerade Grundlinie entspricht dem contrastirenden Uebergang durch Violett, der an Stelle der Spitze gelegene Bogen dem ruhigen Uebergang durch Grün (Fig. 143). Denken wir uns die den verminderten Sättigungsgraden der Farben bis zum Weiß entsprechenden Gefühle ähnlich angeordnet, so bilden sie alle zusammen die von der Farbencurve umschlossene Ebene, in welcher der Punkt des Weiß die indifferente Stimmung bezeichnet, wie sie die einfache, weder durch besondere Stärke oder Schwäche des Lichts noch durch einen Farbenton modificirte Lichtempfindung

hervorbringt. Rings herum liegen die matteren und darum durch kürzere Uebergänge vermittelten Gefühlstöne der weißlichen Farben. Aber zu den Stimmungen, welche die Farben und ihre Sättigungsgrade hervorbringen, kommen dann noch die an die Intensitätsgrade des Lichts sich knüpfenden Gefühle. Zwischen den Gegensätzen des Hellen und Dunkeln, zwischen denen sie sich bewegen, gibt es nur den einen Uebergang durch eine mittlere Helligkeit, welcher der indifferenten Stimmung entspricht. Hier also liegen die gegensätzlichen Gefühle an den Enden einer Geraden. So bietet sich auch für die Gefühlstöne der Farben die Construction in einem körperlichen Gebilde, an dem Hell und Dunkel die beiden Endpole bilden. Ein einfacher Uebergang des Gefühls durch einen einzigen Indifferenzpunkt findet nur für die nicht von Farbentönen begleitete Lichtempfindung statt, welche durch die Axe jenes körperlichen Gebildes dargestellt wird (vgl. Fig. 131, S. 504). Für jede Farbe gibt es also drei Uebergänge der Stimmung zu einer Farbe von entgegengesetztem Gefühlston: der harmonische durch das ruhige Grün, der contrastirende durch das zwiespältige Violett und der indifferente durch das gleichgültige Weiß. Zwischen den Gegensätzen der Helligkeit, dem ernsten Dunkel und dem heiteren Lichte, existirt dagegen nur der eine Uebergang durch das indifferente Weiß von mittlerer Helligkeit. Indem die Lichtstärke der Farben zu- oder abnehmen kann, können diese auch an den Gefühlstönen der Helligkeit Theil nehmen. Aber dabei vermindert sich in dem Maße als die Lichtstärke steigt oder sinkt der Umfang des innerhalb der Farbenreihe möglichen Stimmungswechsels, der harmonische und der contrastirende Uebergang rücken immer näher zusammen, bis mit der Erreichung des dunkeln oder hellen Pols der Empfindung das Farbengefühl völlig erlischt. Während demnach in der Ton- und Klangwelt alle Gefühle sich zwischen geradlinig gegenüberliegenden Gegensätzen bewegen, so dass selbst contrastirende Gefühle nicht als Vermittelungen, sondern immer nur an einem Ende eines Gegensatzes zu finden sind[1]), bilden bei den Lichtempfindungen nur das Helle und Dunkle ähnlich gegenüberstehende Pole, die dem Gegensatz der hohen und tiefen Töne auch insofern analog sind, als sie ungefähr ähnliche Stimmungen, das Ernste und Heitere, ausdrücken. Für das Gefühl entsprechen also die Gegensätze der Intensität des farblosen Lichtes dem Gegensatze der Tonhöhen; dagegen werden Stimmungen, die den Klangfarben einigermaßen analog sind, vielmehr durch die einfachen Farben ausgedrückt, wie dies die Namen Klangfarbe und Farbenton im Grunde schon andeuten. Auch darin besteht eine gewisse Analogie, dass man sich die Gefühlstöne der Klangfarben wie die der Farben und ihrer Sättigungsgrade in einer Ebene dargestellt denken kann, in deren Mitte irgendwo ein Indifferenz-

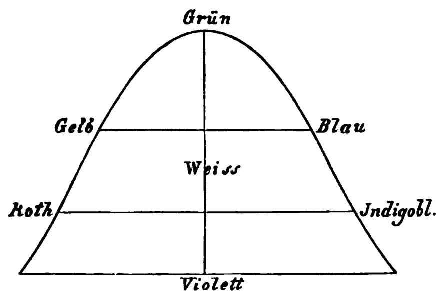


Fig. 143.

1) Rechts unten in Fig. 142, bei den Klängen mit hohen Obertönen und von geringer Klangstärke.

punkt gleichgültiger oder neutraler Stimmung liegt, während sich nach der Peripherie hin die größten Gegensätze des Gefühls befinden. Aber die einfachen Töne bilden hier nicht, wie das Hell und Dunkel, eine neue Dimension, die erst zur Klangfläche hinzutritt, sondern die Hauptaxe der letzteren. Denn der einfache Ton ist jener Klang, der durch die größte Tiefe begleitender Obertöne sich auszeichnet, ein Grenzfall, der erreicht ist, wenn die Obertöne überhaupt verschwinden. Ferner kommt die Intensität des Klangs für die Gefühlsbedeutung desselben unmittelbar in Betracht. Sie bestimmt die eine Richtung des Gefühls ebenso wie die Beschaffenheit der Theiltöne die andere. Stärke und Schwäche des Klangs, Tiefe und Höhe des Tons bedingen zunächst zwei Hauptpaare des Gegensatzes, die sich zu vier erweitern, wenn man die Hauptunterschiede der Klangfärbung, die Verbindung mit tiefen oder mit hohen Obertönen, in doppelter Lage hinzunimmt (Fig. 142). Denkt man sich die äußersten Punkte dieser Gegensätze durch eine geschlossene Curve vereinigt, so ist von jedem Punkt derselben, ähnlich wie von jedem Punkt der Farbencurve, ein dreifaches Fortschreiten möglich, vor- und rückwärts in der Peripherie der Klangcurve und gegen die gleichgültige Mitte hin. Die Stelle der contrastirenden Gefühle liegt aber bei denjenigen Klängen, die hohe und mäßig hohe Obertöne mit geringer Klangstärke verbinden. Dies hat darin seinen Grund, dass sich bei geringer Klangstärke die den entgegengesetzten Enden der Tonreihe zugehörigen Theiltöne des Klangs deutlicher von einander sondern, und dass außerdem bei starken Klängen gleichsam die Unschlüssigkeit des Contrastes durch die Kraft des Gefühlstones überwunden wird. Uebrigens hat diese Darstellung der Klanggefühle, wie nicht übersehen werden darf, in höherem Grade eine bloß symbolische Bedeutung als die Darstellung der Farbengefühle, weil sich die letztere unmittelbarer an das System der Empfindungen anschließt. Auch lassen solche Analogien des Gefühls natürlich nicht die geringsten Schlüsse über die physiologische oder gar die physikalische Natur der Farben und Klänge zu. Der Aristotelischen, von GOETHE wieder erneuerten Farbenlehre, wonach die Farben aus der Vermischung von Hell und Dunkel in verschiedenen Verhältnissen entstehen sollen, lag wohl neben anderem auch eine derartige Verwechselung zu Grunde. Für unser Gefühl ist in der That Hell und Dunkel das Einfachere, die Farbe das Zusammengesetztere, denn die Gefühle, welche die letztere wachruft, zeigen mannigfachere Uebergänge zu Gefühlen von entgegengesetzter Beschaffenheit. Aber dies rührt eben von der eigenthümlichen Form des Farbencontinuums her, aus welcher jener dreifache Uebergang der Farbenstimmung unmittelbar sich ergibt. (Vgl. S. 511 ff.)

3. Abhängigkeit des sinnlichen Gefühls vom Gesammtzustand des Bewusstseins.

Der Einfluss, den der gesammte Zustand des Bewusstseins auf den Gefühlston der Empfindung ausübt, kommt hauptsächlich in vier Beziehungen zur Geltung: 1) in der Abhängigkeit der Gefühle von der zeitlichen Dauer der Empfindungen, 2) in dem Bedingtsein zahlreicher Gefühle durch die Reproduction früherer Vorstellungen, 3) in der durch die

Reproduction und Association der Vorstellungen vermittelten wechselseitigen Beziehung der Gefühlstöne verschiedenartiger Empfindungen, und endlich 4) in der Wirkung, welche die Entwicklung derjenigen Vorstellungen, die sich auf unser Selbstbewusstsein beziehen, auf die Stärke und Richtung zahlreicher sinnlicher Gefühle äußert.

Die zeitliche Dauer der Empfindungen ist für den Gefühlston derselben von wesentlicher Bedeutung. Zwar ist der Gefühlston auch zeitlich nicht von der Empfindung zu trennen. Aber die Intensität und selbst die allgemeine Qualität des Gefühls, sein Lust- oder Unlustcharakter, ist doch mehr als die andern Eigenschaften der Empfindung an zeitliche Bedingungen geknüpft. Im allgemeinen muss jede Empfindung, wenn sie ein Gefühl von merklicher Größe hervorrufen soll, eine gewisse Zeit andauern. Diese Zeit ist bei starken Empfindungen kürzer als bei schwachen, und sie ist außerdem in wechselnder Weise von der Qualität der Empfindung abhängig. Anderseits verliert jede Empfindung bei länger dauernder Einwirkung auf das Bewusstsein an Intensität und qualitativer Bestimmtheit. Die allgemeine Abhängigkeit des Gefühlstones von der Zeit kann also durch eine ähnliche Curve wie die Beziehung zur Intensität des Reizes versinnlicht werden (Fig. 141). Hierin liegt es begründet, dass sich ein Gefühl niemals eine längere Zeit hindurch auf constanter Höhe erhält, sondern bei gleich erhaltenen Reizen zwischen seinen beiden Gegensätzen hin- und herschwankt. Dauernder Schmerz nähert sich, indem die Reizempfänglichkeit allmählich abgestumpft wird, dem Indifferenzpunkt, und jedes Lustgefühl vermindert sich bei längerer Dauer und kann schließlich, indem der gleichmäßig andauernde Reiz Ermüdung hervorruft, in ein Unlustgefühl umschlagen, das man in diesem Fall als Gefühl des Ueberdrusses zu bezeichnen pflegt. Doch ist das letztere kein constantes Gefühl, sondern immer zugleich nach den veranlassenden Empfindungen qualitativ verschieden. Dazu kommt endlich, dass alle Gefühle durch den zeitlichen Wechsel contrastirender Stimmungen in ihrer Stärke gehoben werden und gegen den Nullpunkt sinken, wenn das Bewusstsein des contrastirenden Zustandes undeutlicher wird. Daher das so viel frischere Lustgefühl, das der Reconvalescent durch seine normalen Gemeinempfindungen erhält, im Vergleich mit dem dauernd Gesunden, dem erst allerlei kleine Schmerzen die Lust des Daseins ins Gedächtniss rufen müssen. Daher das eminente Lustgefühl, das an die verschiedensten Formen des Spiels, vom einfachsten Hazardspiel der Würfel bis hinauf zur dramatischen Kunstform gebunden ist. Denn in dem Spiel wechseln am schnellsten Hoffnung und Freude, Schmerz und Befriedigung [1]).

1) Vgl. Kant's Anthropologie, Werke, VII, 2. S. 146. Der zeitlichen Bedingtheit

Schon der Gefühlston der einfachen Empfindung wird ferner durch ihre Association mit geläufigen Vorstellungen, welche die nämlichen oder ähnliche Empfindungen enthalten, beeinflusst. Zwar ist schwerlich der Gefühlston jemals ausschließlich durch Associationen bestimmt. Um so häufiger wirken dieselben auf die in der reinen Empfindung gelegene Stimmung verstärkend und unter Umständen wohl auch modificirend ein. Es kann daher außerordentlich schwer werden zu entscheiden, inwieweit ein Gefühl ursprünglich oder erst abgeleitet, nämlich durch Association hervorgerufen sei. Denn als abgeleitete Stimmungen sind die aus der Association hervorgehenden immer anzusehen, da die Association auf der Verknüpfung der gegebenen Empfindungen mit andern beruht, die als Bestandtheile gewisser Vorstellungen geläufig sind. Durch Association z. B. erinnert die grüne Farbe an Waldes- und Wiesengrün, oder mahnt Glockengeläute oder Orgelton an Kirchgang und Gottesdienst. Durch die Association heftet sich dann aber der reinen Empfindung etwas von dem Gefühlston an, der jene zusammengesetzten Vorstellungen begleitet. Wegen dieser Gebundenheit an die Vorstellung sind es vorzugsweise die höheren, zu einem reichen Vorstellungsleben entwickelten Sinne, bei denen die Associationen für den Gefühlston bestimmend werden. Wie Orgel- und Glockenklang an religiöse Feier, so mahnt uns die schmetternde Trompete an Kriegs- und Waffenlärm, der Schall des Hifthorns an Jagdgetümmel und Waldesfrische, die tiefen, langsamen Klänge eines Trauermarsches wecken die Vorstellung eines Leichenzuges. Schwarz ist fast bei allen Völkern die Farbe, in die sich der Leidtragende hüllt, in Purpur kleidet sich die königliche Pracht. Diese Associationen müssen daher an und für sich schon die Stimmungen ernster Trauer, imponirender Würde erwecken, ebenso wie die hochrothe Beleuchtung an Flammenschein, das Gelb an strahlenden Sonnenglanz, das satte Grün an die befriedigte Ruhe der grünen Natur erinnert. Trotzdem ist die Association wahrscheinlich nirgends das eigentlich begründende Element des Gefühls, sondern sie kann dieses nur in der ihm durch die ursprüngliche Natur der Empfindung einmal angewiesenen Richtung ver-

---

der Gefühle lässt sich schließlich im weiteren Sinne auch der Einfluss der Gewohnheit zurechnen, der, wie die Gewöhnung an Tabak, Opium und andere Genüsse, zuerst Abstumpfung gegen bestimmte Reize erzeugt und dann Reize, die ursprünglich Unlust erregen, in Lustreize umwandelt. Auch hier hat man übrigens wohl anzunehmen, dass jene Reize, die schließlich Lebensbedürfnisse werden können, schon ursprünglich nicht absolute Unlustreize sind, sondern dass nur die lusterregenden Reizwerthe intensiv und extensiv immer mehr wachsen, so dass also der Indifferenzpunkt und das Maximum der Gefühlscurve sich verschieben, während das letztere zugleich an Höhe und Ausdehnung zunimmt. Eine etwas andere Auffassung vertritt in dieser Beziehung Lehmann (a. a. O. S. 182 ff.) in Folge seiner Annahme absolut unlustbetonter Empfindungen.

stärken, unter Umständen ihm wohl auch eine speciellere Form und Richtung anweisen. Am deutlichsten erhellt dies in jenen Fällen, wo die Association selbst auf eine ursprüngliche Gefühlsbetonung der Empfindung zurückweist. Schwarz ist eben die Farbe der Trauer, die Orgel dient zum Ausdruck ernster Feier, weil den Empfindungen der entsprechende Charakter innewohnt. Die Sitte, an die sich die Association knüpft, ist hier selbst nur durch das Gefühl gelenkt worden. Für unsere an Ursprünglichkeit des Gefühls etwas verarmte Entwicklungsstufe liegt vielleicht eine wichtige Auffrischung in solchen Associationen, die den Empfindungen nachträglich eine Stärke der Gefühlsbetonung verleihen, die der Naturmensch in der eigenen Beschaffenheit der Empfindung schon gefunden hatte. In andern Fällen liegt eine innere Beziehung der Association zur ursprünglichen Bedeutung des Gefühls nicht so offen zu Tage, so z. B. wenn die Vorstellung der grünen Natur die ruhige Stimmung des Grün, die Erinnerung an den belebenden Sonnenschein den erregenden Gefühlston des Gelb verstärkt. Will man hier trotzdem wie es, abgesehen von der unmittelbaren Farbenwirkung schon die Analogie mit den übrigen Empfindungen fordert, einen ursprünglichen Gefühlston der Empfindung annehmen, so könnte man in dieser Verstärkung durch Association ein Beispiel merkwürdiger Harmonie zwischen unsern Empfindungen und der äußern Natur erkennen. In der That lässt sich gegen diese Auffassung im Grunde nichts einwenden. Nur wäre es ungerechtfertigt, eine solche Harmonie auf eine prästabilirte Ordnung ohne nähere Ursache zurückzuführen. Dass unser Sehorgan den äußern Lichteindrücken angepasst ist, und dass daher solche Farben, die auf die Dauer unser Auge ermüden, wie das Roth und Violett, nicht allverbreitet in der Natur vorkommen, hat zweifelsohne seine wohlbegründeten Ursachen. Wenn wir das menschliche Sehorgan als Product einer Entwicklung ansehen, bei der das Princip der Anpassung der Organismen an ihre Naturumgebung wirksam gewesen ist, so begreift es sich aber, dass seine Reizempfänglichkeit theils für solche Wellenlängen, die aus allen möglichen andern gemischt sind, also für weißes Licht, theils für solche, die ungefähr in der Mitte der sichtbaren Farben liegen, also namentlich für Grün, am größten geworden ist, wie denn überhaupt der Gefühlston zu der physiologischen Reizbarkeit der Sinnesorgane offenbar in Beziehung steht.

Neben den Associationen sind als eine weitere, in vieler Beziehung äußerst bedeutsame Verstärkung der Gefühle gewisse Beziehungen zwischen den Gefühlstönen verschiedener Empfindungen wirksam, die wir als *Analogien der Empfindung* bezeichnen können. Die Empfindungen disparater Sinne scheinen erfahrungsgemäß in bestimmten Verwandtschaftsverhältnissen zu stehen. Dem liegt zwar fast immer zugleich eine

Beziehung in den Verhältnissen der objectiven Sinnesreize zu Grunde. Aber bei der ursprünglichen Feststellung jener Analogien ist eine Kenntniss der objectiven Reize nicht im geringsten wirksam, sondern wir vollführen dieselbe unmittelbar und ausschließlich an der Hand der Empfindungen selber. So scheinen uns tiefe Töne den dunkeln Farben und dem Schwarz, hohe Töne den hellen Farben und dem Weiß angemessen. Der scharfe Klang, z. B. der Trompete, und die Farben der erregenden Reihe, Gelb oder Hellroth, entsprechen sich, ebenso anderseits die dumpfe Klangfarbe und das beruhigende Blau. In der Unterscheidung kalter und warmer Farben, in den Ausdrücken »scharfer Klang«, »gesättigte Farbe« u. a. führen wir unwillkürlich ähnliche Vergleichungen zwischen den höheren und den niederen Sinnen aus. Alle diese Analogien beruhen wahrscheinlich nur auf der Verwandtschaft der zu Grunde liegenden Gefühle. Der tiefe Ton als reine Empfindung betrachtet bietet mit der dunkeln Farbe keinerlei Beziehung dar; aber da beiden der gleiche ernste Gefühlston anhaftet, so übertragen wir dies auf die Empfindungen, die uns nun selber verwandt zu sein scheinen. Verstärkt werden diese Beziehungen auch hier durch Associationen. Mit dem tiefen Orgelklang, der an sich einer feierlichen Stimmung entspricht, verbindet sich die Vorstellung des dunkeln Feiertagsgewandes, u. s. f. Ueberall wo man eine speciellere Verwandtschaft der Stimmung, als sie oben nach ihren allgemeinsten Richtungen angedeutet ist, zwischen Klängen und Farbentönen zu finden meint, dürfte sie wohl auf solchen Associationen beruhen, deren Richtung dann natürlich auch nach den Verhältnissen der individuellen psychischen Ausbildung einigermaßen wechselt[1]).

1) Hierher gehören z. B. folgende Analogien. Der helle Klang der Schalmeie soll an das frische heitere Gelb einer mit Dotterblumen übersäeten Wiese, der Flötenton an das sanfte Himmelblau lauer Sommernächte erinnern, u. s. w. Vgl. NAHLOWSKY, Das Gefühlsleben, S. 147. C. HERMANN, Aesthetische Farbenlehre. Leipzig 1876, S. 45 f. Außer diesen mehr allgemeingültigen Associationen beobachtet man nicht selten noch bei einzelnen besonders dazu disponirten Personen speciellere zwischen Worten und Farben, Farben und Tönen oder auch Verbindungen der beiden letzteren mit Geschmacks- und Geruchsempfindungen. Bei manchen Individuen nehmen zugleich die zu bestimmten Klängen associirten Farben geometrische Formen an, deren Gestalt und Größe sich mit dem Charakter des Klanges verändert. Alle derartige Associationen pflegen bei einer und derselben Person, namentlich wohl wenn der Einfluss der Einübung hinzukommt, constant zu bleiben; bei der Vergleichung verschiedener Personen wechseln sie aber und lassen theils gar keine Gesetzmäßigkeit erkennen, theils ordnen sie sich den oben angeführten Analogien unter. Hiernach beruhen wahrscheinlich alle diese Beobachtungen auf einer Mischung solcher Erscheinungen, die aus allgemeingültigen Analogien des Gefühlstones, und anderer, die aus zufällig entstandenen Associationen hervorgehen, während außerdem eine besondere Erregbarkeit der betreffenden Sinnescentren die individuelle Disposition begründet. Vgl. besonders BLEULER und LEHMANN, Zwangsmäßige Lichtempfindungen durch Schall u. s. w. Leipzig 1881. GRUBER, Congr. intern. de Psych. physiol. Paris 1890, p. 157, und Congr. de Psych. expér. London 1892, p. 12. Ueber Association von Worten und Farben: H. KAISER, Arch. f. Augenheilkunde, IX, 1. S. 96.

Für die sinnliche Grundlage der ästhetischen Wirkung sind die Analogien der Empfindung von der höchsten Bedeutung. Auf ihnen beruht die Möglichkeit mit Tönen zu malen und in Farben zu sprechen. Vor allem aber bieten sie durch die Vereinigung mehrerer Empfindungen von entsprechendem Gefühlston das wirksamste Mittel zur Verstärkung der Stimmung.

Schon vermöge dieser mannigfachen Beziehungen zur Dauer der Eindrücke und zur Association der Vorstellungen ist der Gefühlston ein in höherem Grade veränderlicher Bestandtheil der Empfindung als Intensität und Qualität. Zu den erwähnten Einflüssen kommt nun aber noch als ein weiterer, der in vielen Fällen alle anderen hintandrängt, die Rückwirkung, welche die Entwicklung des Selbstbewusstseins auf das Gefühl ausübt. Wir haben keinen Grund anzunehmen, dass für den ursprünglichen Zustand des Bewusstseins zwischen den Empfindungen der verschiedenen Sinne irgend ein Unterschied existire, wodurch an und für sich bestimmten Empfindungen ein lebhafterer Gefühlston innewohnte als andern. Nachdem sich aber das Ich nebst dem ihm zugehörigen Körper von der Außenwelt unterschieden hat, wird den Empfindungen der verschiedenen Sinnesgebiete ein sehr verschiedener Werth beigelegt, je nachdem sie auf von außen einwirkende Reize oder aber auf solche Erregungen bezogen werden, die innerhalb des eigenen Körpers entstehen. Bei den ersteren, den Gesichts- und Gehörsempfindungen, nimmt, so lange sie von mäßiger Stärke sind, auch der Gefühlston einen objectiveren Charakter an: die Stimmungen des eigenen Selbst werden in die äußeren Vorstellungen, deren Bestandtheile die Empfindungen bilden, hinüberverlegt, und auf diese Weise werden die Empfindungen zu Elementen der ästhetischen Wirkung. Unter beiden Sinnen ist das Gesicht wieder in eminenterem Grade objectiv als das Gehör, bei dem das Bewusstsein ebensowohl die Gefühlstöne auf äußere Vorstellungen beziehen als zum Ausdruck seiner eigenen inneren Zustände oder auch der Rückwirkung des Innern auf äußere Vorstellungen benutzen kann.

Diesen Empfindungen der objectiven Sinne stehen nun jene gegenüber, die, weil sie von inneren, in den Organen des Körpers durch physiologische oder pathologische Processe entstehenden Reizen herrühren, stets auf einen subjectiven Zustand hindeuten. Sie sind es, die das sogenannte Gemeingefühl zusammensetzen. Ihrer Qualität nach sind sie weit einförmiger als die objectiven Empfindungen, so dass ihr Gefühlston sich nur zwischen den von der Stärke der Empfindungen abhängigen Gegensätzen der Lust und Unlust bewegt. Durch die unmittelbare Beziehung auf das eigene Selbst gewinnen diese Gefühle eine besondere Lebendigkeit. Unser Wohl- oder Uebelbefinden, die Frische oder Schwer-

fälligkeit unserer Stimmung hängt wesentlich von subjectiven Empfindungen ab, an denen der Gefühlston von so überwiegender Bedeutung wird, dass wir was an ihnen reine Empfindung ist zu übersehen pflegen. Eben deshalb hat man häufig eine specifische Verschiedenheit zwischen ihnen und den höheren Sinnesempfindungen angenommen, indem man hinwiederum den Gefühlston der letzteren übersah und auf solche Weise die Gemeinempfindungen als sinnliche Gefühle den reinen Empfindungen gegenüberstellte. Aber jedem Gemeingefühl liegt eine Empfindung zu Grunde, an der, wenn man von der Beziehung auf das Bewusstsein abstrahirt, ebenfalls lediglich Qualität und Intensität zu unterscheiden bleiben. Außerdem gibt es Empfindungen, die eine mittlere Stellung einnehmen, die Tast-, die Geruchs- und Geschmacksempfindungen. Bei ihnen ist der Reiz ein äußerer, und sie werden deshalb im allgemeinen auf äußere Vorstellungen bezogen. Aber gleichzeitig bedingt der Reiz eine so unmittelbare Affection des eigenen Körpers, dass der Gefühlston subjectiv bleibt, daher denn Tast-, Geruchs- und Geschmacksempfindungen zur Färbung unseres Gemeingefühls wesentlich beitragen. Von inneren Organen sind es besonders die Muskeln und die übrigen innern Tastorgane, deren Empfindungen bei der Contraction sowie bei der Ermüdung das Gemeingefühl mitbestimmen. Ihnen gesellen sich sehr schwache und darum meist unserer Aufmerksamkeit entgehende Empfindungen anderer innerer Organe bei. Sie drängen sich erst dann dem Bewusstsein auf, wenn zu ihnen Schmerzempfindungen hinzutreten. Hier geben sich dann in den verschiedenen Färbungen des Schmerzes, dem brennenden der Schleimhäute, dem stechenden der serösen Membranen, dem bohrenden der Knochen u. s. w., Verschiedenheiten in der Empfindungsqualität der Organe zu erkennen, die aber alle vor dem hohen Unlustwerth des in seinen höchsten Graden immer mehr der Gleichheit sich nähernden Schmerzes zurücktreten. Sobald diese Steigerung der Empfindung zum Schmerze eintritt, erlischt dann auch bei den höheren Sinnen die Beziehung auf einen äußeren Gegenstand, indem sich die subjective Störung in den Vordergrund drängt. Der Schmerz aller Organe ist daher ein Bestandtheil des Gemeingefühls[1]).

Alle jene Gefühle, die zum Gemeingefühl vereinigt auf unsern eigenen Zustand bezogen werden, bilden in dem Selbstbewusstsein einen mehr oder minder deutlichen Hintergrund der Stimmung. Von ihnen hängt es hauptsächlich ab, ob Spannkraft, ruhige Sicherheit, oder ob Schlaffheit, unruhige Beweglichkeit in unserm geistigen Sein vorherrschen, und die durchschnittliche Bestimmtheit jener Gefühle bildet einen Hauptfactor für

1) Vgl. hierzu Cap. IX, S. 436.

die Disposition der Temperamente. Man hat wegen dieser Beziehung der Gemeingefühle zu unserm subjectiven Sein und Befinden die sinnlichen Gefühle überhaupt als die subjective Seite der Empfindungen aufgefasst und sie so der Intensität und Qualität als den objectiven Bestimmungen derselben gegenübergestellt [1]). Dieser Gegensatz kann aber unmöglich ein ursprünglicher sein, da das Selbstbewusstsein, welches erst jene Unterscheidung vollzieht, aller psychologischen Beobachtung zufolge ein gewordenes ist. Man müsste also annehmen, das Gefühl sei ebenfalls nichts ursprüngliches, sondern mit dem Selbstbewusstsein entstanden. Doch dem widerstreitet einerseits die Thatsache, dass Mensch und Thier in noch unentwickelten Zuständen unverkennbare lebhafte Gefühlsäußerungen wahrnehmen lassen, anderseits die Beobachtung, dass die Entwicklung des Selbstbewusstseins sogar wesentlich durch sinnliche Gefühle bestimmt und gefördert wird [2]).

4. Physische Begleiterscheinungen der sinnlichen Gefühle.

Die sinnlichen Gefühle sind gleich den Empfindungen, an die sie gebunden sind, psychophysische Zustände. Jedem Gefühl entspricht demnach eine von seiner Qualität und Intensität abhängige körperliche Veränderung, die, falls sie sich in äußeren Symptomen verräth, zur objectiven Charakteristik des Gefühls dienen kann. Aber während bei den übrigen Bestandtheilen der Empfindung der begleitende physische Vorgang, wenigstens so weit er für uns nachweisbar ist, auf die peripherischen und centralen Theile des betreffenden Sinnesapparates sich beschränkt, entspricht dem Gefühlston stets eine ausgebreitetere, in seinen Wirkungen oft über den ganzen Organismus sich ausdehnende Innervationsänderung. Auch hier sind freilich unserer Untersuchung nur gewisse äußere Wirkungen dieser Aenderung zugänglich. Aber die Beschaffenheit derselben lässt annehmen, dass die physiologische Seite der Gefühlsprocesse stets in centralen Erregungs- und Hemmungsvorgängen besteht, die weit über das Sinnesgebiet, welchem die Empfindung angehört, hinausreichen und namentlich auf die Centren der Gefäß- und Herzinnervation sowie der allgemeinen motorischen Innervation übergreifen. Die Hauptunterschiede dieser Innervationswirkungen sind von dem Lust- oder Unlustcharakter der Gefühle abhängig; doch zeigen selbst die verhältnissmäßig rohen Prüfungsmittel, die uns hier zu Gebote stehen, dass

1) George, Lehrbuch der Psychologie. Berlin 1854, S. 70.
2) Siehe Abschnitt IV, Cap. XV.

auch innerhalb dieser beiden Hauptgruppen den sonstigen qualitativen Unterschieden der Gefühle Unterschiede ihrer physischen Begleiterscheinungen parallel gehen können. Letztere werden aber erst bei den aus den Gefühlen entspringenden Affecten augenfälliger, bei deren Betrachtung sie uns daher beschäftigen werden. Bei den einfachen sinnlichen Gefühlen dagegen ist hauptsächlich der Grad des Lust- oder Unlustcharakters von deutlichem Einflusse.

Der nachweisbare Erfolg eines einfachen Lustgefühls pflegt in einer Vergrößerung des Umfangs der Herzcontractionen, in einer Erweiterung der Blutgefäße sämmtlicher an der Oberfläche des Körpers gelegenen Organe, und in einer Erhöhung der Innervation der gewöhnlich der Willkür unterworfenen Muskeln, namentlich der Athmungsmuskeln, zu bestehen. Ueberträgt man die Puls- und Athmungsbewegungen mittelst registrirender Vorrichtungen (Sphygmometer und Pneumatometer) auf einen mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder, so lassen sich diese Veränderungen von Puls und Athmung deutlich in ihrem zeitlichen Verlaufe verfolgen; ebenso die Schwankungen der Blutfülle der Organe mittelst des von Mosso construirten Plethysmographen, bei welchem der Arm in einem ihn fest umschließenden, mit Wasser gefüllten Rohre ruht, so dass seine Volumschwankungen durch ein mit dem Rohr verbundenes Manometer unmittelbar auf eine registrirende Vorrichtung übertragen werden können[1]). Da Schwankungen des Armvolums nur von Schwankungen seiner Blutfülle herrühren können, so entspricht hierbei jeder Volumzunahme eine Erweiterung, jeder Abnahme eine Verengerung der peripherischen Blutgefäße[2]). Die Größe und Dauer dieser Innervationsänderungen hält mit der Intensität und Dauer des betreffenden Lustgefühls vollkommen gleichen Schritt; insbesondere treten die Athmungs-, Puls- und Volumschwankungen immer erst ein in dem Moment oder kurz nach dem Moment, wo der Gefühlston einer Empfindung deutlich bewusst geworden ist.

Die Folgen eines mäßigen Unlustgefühls sind nun zunächst in Bezug auf Herz und Gefäße sowie auf den allgemeinen Contractionszustand der Muskeln genau die entgegengesetzten: die Pulsschläge werden schwächer, die peripherischen Gefäße ziehen sich zusammen, so dass das Armvolum sinkt, und die Contractionsenergie der willkürlichen Muskeln nimmt ab. Dagegen haben schon mäßige Unlustreize eine Vertiefung der

1) Vgl. oben S. 192.
2) Bei Anwendung des Plethysmographen ist darum auch die besondere Sphygmometeruntersuchung überflüssig, da das Manometer des ersteren neben den dauernderen Volumschwankungen immer zugleich die den einzelnen Pulscurven entsprechenden aufzeichnet.

Athmung im Gefolge, und diese erzeugt nun vermöge des früher (S. 183) erwähnten Einflusses der Athmung auf Herz- und Gefäßinnervation in einem weiteren Stadium eine Beschleunigung des Pulses und zuweilen auch vorübergehende Erweiterungen der Gefäße. Sind die Unlustgefühle sehr stark, z. B. bei heftigem Schmerz, so treten diese Wirkungen auf die Athmung sofort sehr intensiv hervor, und es wird dann von Anfang an in Folge dessen die Puls- und die Athmungscurve unregelmäßig. Während somit der Anfangseffect des Unlustgefühls durchaus einen dem des Lustgefühls entgegengesetzten Charakter besitzt, sind die weiteren Folgezustände hauptsächlich durch den directen Einfluss bestimmt, den starke Reize auf die Athmungsinnervation ausüben, und sie gestalten sich daher je nach dem Stadium dieses Einflusses in wechselnder Weise.

Was die Deutung dieser Ergebnisse betrifft, so versteht es sich von selbst, dass bei derselben an eine unmittelbare Wirkung der uns im Bewusstsein gegebenen Gefühlsvorgänge auf die Centren der Herz-, Gefäß- und Muskelinnervation nicht gedacht werden kann. Die erwähnten physischen Vorgänge sind zunächst in analogem Sinne Begleiterscheinungen der Gefühle, wie die Erregungsvorgänge in den Sinnesorganen und Sinnescentren solche der Empfindungen sind. Zugleich aber macht es der psychologische Zusammenhang der Gefühle mit andern seelischen Processen im höchsten Grade wahrscheinlich, dass wir es bei jenen allgemeinen motorischen und vasomotorischen Effecten mit Folgezuständen anderer centralerer Innervationsprocesse zu thun haben, die unmittelbarer als sie den Gefühlszuständen parallel gehen, die aber für unsere Untersuchungshülfsmittel nicht direct nachweisbar sind. Denn das sinnliche Gefühl ist stets an Empfindungen gebunden, die ihrerseits wieder Bestandtheile von Vorstellungen bilden, durch die sie dann meist noch mit andern Vorstellungen und den ihnen entsprechenden Gefühlen zusammenhängen. Diese vielseitigen Beziehungen schon der einfachen sinnlichen Gefühle finden in ihrer vorhin betrachteten Abhängigkeit von dem Gesammtzustand des Bewusstseins ihren psychologischen Ausdruck. Da nun aber jeder, sei es indirect erregten, sei es reproducirten Vorstellung centrale Innervationen parallel gehen, so ist die Folgerung unabweisbar, dass es kein Gefühl gibt, das nicht in mehr oder weniger ausgebreiteten Veränderungen in dem Ablauf dieser centralen Innervationen sein physisches Correlat fände, und dass in dieser umfassenden Wirkung auf Centralgebiete, die die Region der von der Empfindung zunächst in Anspruch genommenen Sinnescentren überschreiten, physiologisch betrachtet das Moment liegt, welches den Gefühlston von den übrigen Eigenschaften der Empfindung sondert. Diesen centraleren, für uns nicht direct nachweisbaren Begleiterscheinungen der Gefühle gegenüber sind aber die äußeren motorischen

Wirkungen auf Herz, Athmung, Blutgefäße und Muskeln offenbar von secundärer Natur: sie geben zwar je nach Umfang und Grad der Effecte ein gewisses äußeres Maß ab für die gesammte Intensität der eingetretenen Innervationsänderung; aber sie selbst bilden doch nur einen Theil der letzteren, und zwar denjenigen, der erst durch gewisse Mittelglieder centraler Leitung mit den direct die Gefühle begleitenden Processen zusammenhängt. Immerhin lässt sich aus dem Charakter jener äußerlich nachweisbaren physischen Folgen das ähnliche schließen, was sich psychologisch aus der Abhängigkeit des Gefühls vom gesammten Bewusstseinszustande ergibt: dass nämlich der Gefühlston derjenige Bestandtheil der Empfindung ist, der umfassendere psychophysische Bedingungen voraussetzt als die übrigen.

Dies vorausgesetzt lässt sich nun auch im allgemeinen den verschiedenen äußerlich nachweisbaren Wirkungen der Lust- und Unlustgefühle ein Verständniss abgewinnen. Die Lustgefühle sind, wie sich namentlich bei ihrem Uebergang in die später (in Cap. XVIII) zu betrachtenden Affecte zeigt, von einem raschen Verlauf centraler Innervationen von mäßiger Stärke begleitet, der theils auf die Herz- und Athmungscentren theils auf die den Tonus der willkürlichen Muskeln beherrschenden niederen motorischen Centren herüberwirkt und so eine mäßig gesteigerte Function in allen diesen Gebieten herbeiführt. Vermöge der früher besprochenen Wechselbeziehung von Herz- und Gefäßinnervation ist aber an jede Herzerregung zugleich eine die Functionserhöhung unterstützende Erweiterung der peripherischen Gefäße gebunden[1]). Entgegengesetzter Art sind die nächsten Innervationswirkungen der Unlustgefühle. Ihnen gehen mehr oder weniger plötzlich und ausgebreitet Hemmungen der normalen Erregungsvorgänge zur Seite, durch welche Störungen entstehen, die sich im Gebiet der Empfindungen als Herabsetzung der Empfindlichkeit oder Unsicherheit der Wahrnehmungen, auf motorischem als Verminderung der Muskelenergie verrathen. Die weiteren Folgen, namentlich starker Unlustgefühle haben dann wahrscheinlich in der mit der allgemeinen Innervationshemmung verbundenen Hemmung der Energie des Herzens ihre nächsten Quellen. Indem an die letztere eine compensatorische Erregung der vasomotorischen Nerven einerseits, der respiratorischen Innervationscentren anderseits geknüpft ist, entstehen die am meisten hervortretenden äußeren Symptome des Schmerzes: die Blutleere der peripherischen Gefäße und der Drang zur tiefen Einathmung, von dessen Wirkungen die für den Schmerz charakteristischen Unregelmäßigkeiten der Puls- und Athmungscurve abhängen.

1) Siehe oben S. 183.

Da ähnliche physische Erscheinungen, wie wir sie bei den sinnlichen Gefühlen beobachten, auch bei allen zusammengesetzteren Gefühlen sowie bei den aus ihnen entspringenden Affecten vorkommen, so liegt endlich in diesen Begleiterscheinungen der Gefühle der Anlass zur Ausbildung fester Associationen der verwickelteren Gemüthsvorgänge mit den einfachen sinnlichen Gefühlen. Indem ferner an die motorischen und vasomotorischen Innervationsänderungen ebenfalls sinnliche Gefühle geknüpft sind, verbinden sich diese nicht nur mit dem Gefühlston der Empfindungen, zu denen jene Gefühlsreactionen hinzutreten, sondern auch mit allen andern zusammengesetzteren Gemüthszuständen. Darum müssen sich aber die letzteren ihrerseits schon vermöge dieser physiologischen Begleiterscheinungen nothwendig zugleich mit sinnlichen Gefühlen verbinden.

Während die ältere Psychologie geneigt war, die Gefühle wegen des subjectiven Charakters, den wir ihnen im Unterschiede von den als Bestandtheile von Vorstellungen auf Objecte bezogenen Empfindungen beilegen, als rein psychische Vorgänge anzusehen, denen keinerlei physische Processe entsprechen sollten, ist man in neuerer Zeit im allgemeinen bestrebt gewesen, das Princip des psychophysischen Parallelismus auch hier zur Durchführung zu bringen. Theils die deutlichen Wirkungen der Affecte auf die äußeren Körperbewegungen, theils die starken körperlichen Rückwirkungen von Reizen, die mit intensiven Schmerzgefühlen verbunden sind, schienen ohnehin hierauf hinzuweisen. Aber eine wirkliche Nachweisung war hier doch erst in dem Augenblick möglich, wo man Hülfsmittel anwandte, die es gestatteten, die physischen Symptome auch der schwächeren Gefühle, die der unmittelbaren Beobachtung entzogen sind, weil sie sich nicht in mimischen und pantomimischen Bewegungen äußern, nachzuweisen. Dies geschah, als man die feineren sphygmometrischen und pneumatometrischen Apparate der neueren Physiologie auf das Studium zunächst der Affecte und dann auch der Gefühle anwandte. Ein besonderes Verdienst gebührt hier A. Mosso, der mit Hülfe des Plethysmographen zuerst eine genauere physiologische Diagnostik der Hauptaffecte lieferte[1]). Ch. Féré[2]) fügte dann hierzu die Feststellung des Zustandes der willkürlichen Muskeln in Folge der Wirkung von Gemüthsbewegungen mit Hülfe von Dynamometermessungen, ein Verfahren, das freilich unsicherer ist und namentlich nicht, wie die Untersuchung des Zustandes der Kreislaufs- und Athmungsorgane, unmittelbar dem Verlauf der Gefühle und Affecte zu folgen vermag. Schließlich wurde von Lehmann[3]) diese ganze Untersuchung auf die einfachen Gefühle verschiedensten Ursprungs ausgedehnt und dabei namentlich auf den Einfluss der verschiedenen Stadien des Ausdrucks der Unlustgefühle und auf die Wirkung der Athmungsstörungen, sowie auf die vasomotorischen Effecte der Unlustgefühle Rücksicht genommen.

---

1) A. Mosso, Ueber den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn. Leipzig 1881. Die Furcht. Deutsche Ausg. von Finger. Leipzig 1889.

2) Ch. Féré, Sensation et Mouvement. Paris 1887. Revue Phil. XX, p. 337.

3) Alfr. Lehmann, Die Hauptgesetze des menschlichen Gefühlslebens. Leipzig 1892. S. 75 ff.

5. Entstehung der sinnlichen Gefühle.

Während den beiden zuvor betrachteten Bestandtheilen der Empfindung, der Stärke und der qualitativen Beschaffenheit, bestimmte Eigenschaften des physischen Reizungsvorganges parallel gehen, lässt sich für den Gefühlston eine ähnliche objective Grundlage nicht unmittelbar auffinden. Die Folgerung liegt daher nahe, dass das Gefühl ein secundärer Bestandtheil der Empfindung sei, der erst durch irgend welche Wirkungen entstehe, die den Empfindungen vermöge ihrer qualitativen und intensiven Beschaffenheit zukommen.

Diese Folgerung hat vor allem in zwei Anschauungen über das Wesen der Gefühle ihren Ausdruck gefunden, die zugleich die hauptsächlichsten Gegensätze andeuten, zwischen denen sich die Theorie der Gefühle bewegt hat. Die eine dieser Anschauungen betrachtet die Gefühle als unmittelbare Affectionen der Seele durch die Empfindung; die andere sucht sie auf das wechselseitige Verhältniss der Empfindungen oder Vorstellungen zurückzuführen. Die erste Hypothese, die von Aristoteles bis auf Kant und die Neueren die meisten psychologischen Beobachter zu ihren Vertretern zählt, setzt an die Stelle des empirischen Begriffs des Bewusstseins den metaphysischen der Seele. Ueber Lust und Schmerz der Seele sagt uns aber unsere Erfahrung gar nichts. In dieser kennen wir nur Zustände unseres Bewusstseins, und so nehmen wir auch das sinnliche Gefühl als eine unmittelbare Affection des Bewusstseins durch die Empfindung wahr. Die zweite Auffassung ist ursprünglich aus verwickelteren Gefühlsformen, theils aus denen des ästhetischen Eindrucks, wo zunächst die Beobachtungen über die Harmonie und Disharmonie zusammenwirkender Töne auf sie geführt haben, theils aus den an die Bewegung der Vorstellungen gebundenen Gemüthsbewegungen abstrahirt worden. Nach ihr, die hauptsächlich in Herbart und seiner Schule vertreten ist, resultiren die Gefühle überall aus einer Wechselwirkung der Vorstellungen. Die gegenseitige Hemmung der Vorstellungen erzeugt Unlust, ihre Verbindung und Förderung Lust. Eine solche Hypothese begegnet, abgesehen von den unerweisbaren Behauptungen, zu denen sie führt, der großen Schwierigkeit, dass sie gerade die einfachste Form des Gefühls, das sinnliche Gefühl, unerklärt lässt. Wenn wir zugeben, dass eine für sich bestehende Empfindung schon von Gefühl begleitet sein kann, so lässt sich ein solches Gefühl nicht aus einer Wechselwirkung von Vorstellungen ableiten. Unmöglich können aber die sinnlichen Gefühle als Zustände betrachtet werden, die von den zusammen-

gesetzteren Gemüthsbewegungen völlig verschieden wären[1]), da sie häufig die elementaren Factoren derselben abgeben. Wie ihnen, so wohnt allen Gefühlen die Eigenschaft bei, dass sie nicht bloß durch die Form, in der das innere Geschehen abläuft, sondern zunächst und hauptsächlich durch den besonderen Inhalt der einzelnen Empfindungen und Vorstellungen bestimmt werden.

Die beiden soeben angedeuteten Hypothesen treffen trotz ihrer Verschiedenheit auch darin zusammen, dass sie den dem sinnlichen Gefühl zu Grunde liegenden Vorgang durchaus trennen von der eigentlichen Empfindung. Wenn nun gleich diese Trennung in unserer subjectiven Deutung der Gefühle motivirt zu sein scheint, so ist doch nicht zu übersehen, dass Qualität und Stärke der Empfindung nicht minder als subjective Reactionen unseres Bewusstseins auf bestimmte Formen der äußeren Reize aufgefasst werden können. Wir dürften daher der Wahrheit näher kommen, wenn wir das Verhältniss vielmehr so auffassen, dass an jenem untrennbaren Ganzen, das wir eine Empfindung von bestimmter Qualität, Stärke und Gefühlsfärbung nennen, die letztere denjenigen Bestandtheil darstellt, bei dem wir zu einer Beziehung auf objective Verhältnisse der Reize nicht unmittelbar veranlasst sind.

Geben wir aber dem Verhältniss des Gefühlstons zu den andern Elementen der Empfindung diesen letzteren Ausdruck, so ist damit zugleich die Auffassung nahe gelegt, dass wir in ihm das Symptom eines centraleren Vorgangs zu sehen haben als in der Qualität und Stärke der Sinneserregung. In der That ist ja die Empfindung, so einfach sie uns erscheint, doch weder nach ihrer psychischen noch nach ihrer physischen Seite ein einfacher Process, sondern da wir solche Empfindungen, die nicht appercipirt werden, niemals unmittelbar in unserer inneren Wahrnehmung kennen lernen, so bildet insbesondere der Act der Apperception einen untrennbaren Bestandtheil aller Empfindungen, die der psychologischen Untersuchung gegeben sind. So wird denn auch das sinnliche Gefühl in Bezug auf alle die Einflüsse, denen es unterworfen ist, verständlich, wenn wir es betrachten als die Reactionsweise der Apperception auf die sinnliche Erregung.

Zunächst erklären sich unter dieser Voraussetzung auf das einfachste die mannigfachen psychologischen Bedingungen, die den Gefühlston der Empfindung bestimmen. Die Apperception ist, wie wir sehen werden, einerseits von den einwirkenden Reizen, anderseits aber von dem Gesammtzustand des Bewusstseins abhängig, wie er durch gegenwärtige Eindrücke und frühere Erlebnisse bestimmt ist. Die Apperception

1) Nahlowsky, Das Gefühlsleben. Leipzig 1862, S. 13 ff.

empfinden wir ferner unmittelbar als eine innere Handlung, und es wird so auch jene subjectivere Bedeutung, die wir dem Gefühlston beilegen, begreiflich. Diese innere Handlung ist endlich durchaus identisch zu setzen mit der Wirksamkeit des Willens, und es ist daher erklärlich, dass schon die unmittelbare Auffassung der Gefühle geneigt ist, eine Beziehung zum Willen ihnen beizulegen. Wollen wir näher beschreiben, was wir denn bei Lust und Unlust in uns finden, so wissen wir dies nicht anschaulicher zu thun, als indem wir die Lust als ein Streben nach dem Gegenstande hin, die Unlust als ein Widerstreben gegen ihn bezeichnen. Nur darum aber fließen in unserer Schilderung die Namen der Gefühle, der Triebe und Willensbestimmungen fortwährend in einander, weil diese Zustände in der Wirklichkeit immer verbunden sind und durch die psychologische Abstraction nur insofern getrennt werden können, als die Apperception gegenüber den äußeren Eindrücken bald ein passives bald ein actives Verhalten darbietet: im ersten Fall reden wir dann vorzugsweise von Gefühl, im zweiten von Trieb, Begehren oder Wollen[1]).

Mit der Beziehung zum Wollen steht zugleich die den Gefühlen und allen verwandten Zuständen gemeinsame Eigenschaft, dass sie sich zwischen Gegensätzen bewegen, in unmittelbarstem Zusammenhang. Bei entwickeltem Willen findet jener Gegensatz darin seinen Ausdruck, dass gewisse Empfindungen gewollt, andere nicht gewollt werden. Diesem Gegensatz von Wollen und Nichtwollen gehen aber nothwendig jene entgegengesetzten Erregungen der Apperception voraus, die wir mit den Namen Lust und Unlust andeuten. Die Ausbildung dieser gegensätzlichen Zustände wird sich nur aus den Wirkungen erklären lassen, welche die Sinneseindrücke auf das Bewusstsein ausüben. Am deutlichsten gestalten sich diese Wirkungen bei wechselnder Stärke der Eindrücke. Jedes Unlustgefühl, insbesondere der Schmerz, verdrängt andere Empfindungen aus dem Bewusstsein. Umgekehrt ist das Lustgefühl stets mit mäßigen Empfindungen verbunden, die andern Empfindungen nicht störend im Wege stehen, daher sie auch leicht solche durch Association in das Bewusstsein heben. Doch ist das Motiv zum Unlustgefühl offenbar ein unmittelbareres, weshalb schon KANT sehr richtig bemerkt, dass jedem Vergnügen der Schmerz vorangehen müsse[2]). Das Schwarz als der Mangel des Lichts hemmt alle Lichtempfindungen. Die Stimmung, der es entspricht, ist daher dem Unlustgefühle verwandt. Bei den Klängen liegt hinwiederum die den ernsteren Stimmungen zugewandte Wirkung der

1) Vgl. Abschnitt IV, Cap. XVIII.
2) KANT's Anthropologie, Werke VII, 2, S. 145.

tiefen Töne wahrscheinlich in der bedeutenden Stärke, zu der bei ihnen die Erregung gesteigert werden kann. In der That legen wir den tiefen Tönen ihren Charakter des Ernstes und der Würde nur bei hinreichend imponirender Klangstärke bei; im entgegengesetzten Fall wird der Klang dumpf und erregt eine mehr zwiespältige Stimmung. Die Stärke des Klangs wirkt aber direct verdrängend und begründet so wieder eine unmittelbare Verwandtschaft mit dem Unlustgefühl. Bei dissonirenden Zusammenklängen wird endlich die Auffassung der Klänge dadurch gestört, dass theils unmittelbar theils in Folge der Schwebungen die Töne sich wechselseitig fortwährend verdrängen. Es ist selbstverständlich, dass diese Erörterungen nur begreiflich machen sollen, wie in den Anfängen der Entwicklung des Bewusstseins die Wirkung der Empfindungen auf die Apperception zu entgegengesetzten Reactionsweisen der letzteren Anlass werden konnte. Dazu gewinnt aber nun bei der weiteren Ausbildung der Gefühle die immer größer werdende Verselbständigung des Apperceptionsprocesses, deren Schilderung später (in Cap. XV) uns beschäftigen wird, eine wesentliche Bedeutung. Durch sie wird allmählich die unmittelbare Qualität und Stärke der Eindrücke, die anfänglich allein Lust und Unlust bestimmte, in ihrem Einfluss compensirt durch jene Momente, die in der Entwicklung des Bewusstseins, also in vorangegangenen Lebenserfahrungen und in der individuellen Richtung des Selbstbewusstseins, ihre Quelle haben. Durch diese Momente wird auch allein die reiche *qualitative* Differenzirung, die namentlich der Gefühlston der Schall- und Lichtempfindungen erfährt, einigermaßen begreiflich.

Die psychologische Beziehung des sinnlichen Gefühls zum Apperceptionsvorgang wird zugleich unsere Anschauungen über die *physischen Grundlagen* desselben bestimmen müssen. Während Intensität und Qualität der Empfindung zunächst von den Erregungsvorgängen in den Sinnescentren und erst an zweiter Stelle, insofern sie nach ihrem gegenseitigen Verhältnisse gemessen werden, von der in dem Gesetz der Beziehung ihren Ausdruck findenden Apperceptionsthätigkeit abhängen, kommt der Gefühlston überhaupt nur zu Stande, insofern wir die Empfindungen *appercipiren*, und er kann daher als die *subjective oder psychische Seite jenes centraleren Vorganges der Apperception* angesehen werden, der zu der centralen Sinneserregung hinzukommt, wenn sich die Thätigkeit des Bewusstseins ihr zuwendet. Die *wandelbare Energie der Gefühlsreaction* aber wird physiologisch auf *veränderliche Zustände des Apperceptionsorganes* zurückzuführen sein, die den wechselnden Zuständen der Reflexerregbarkeit in den niedrigeren Centralorganen einigermaßen analog sind.

Diese Auffassung findet zunächst auf physiologischer Seite eine Stütze,

in den ausgebreiteten physischen Begleiterscheinungen der Gefühle, in jenen Veränderungen der Athmungs-, Herz und Gefäßinnervation, die, wie oben bemerkt, nur als die äußerlich hervortretenden Symptome centralerer Innervationsänderungen angesehen werden können. Für die psychologische Seite der Betrachtung aber erscheint es bedeutsam, dass das nämliche Gesetz der Beziehung, das psychophysische Gesetz, das die Apperception der Intensität der Empfindungen beherrscht, auch für die Gefühlsreaction innerhalb gewisser, in diesem Fall aus der Natur der Erscheinungen sich ergebender Grenzen gültig zu sein scheint. Für die Gefühle ist dieses Gesetz sogar am frühesten ausgesprochen worden. Daniel Bernoulli hat es hier, zunächst in seiner Anwendung auf zusammengesetztere Gefühle, als die »Mensura sortis«, Laplace als das Gesetz der Abhängigkeit der »Fortune morale« von der »Fortune physique« bezeichnet[1]). Für den Besitzer von 100 Thalern bedeutet, wie man annehmen kann, ein Zuschuss von einem Thaler ebensoviel wie für den Besitzer von 1000 ein Zuschuss von 10 Thalern. Allgemein ausgedrückt: Die Intensität der Gefühlsreaction wächst proportional den relativen Zuwüchsen der Empfindungsreize[2]). Gleichwohl ist ersichtlich, dass das psychophysische Gesetz hier nur innerhalb enger Grenzen seine Geltung bewahren kann; denn es muss sie verlieren, sobald die früher besprochenen Einflüsse der Reizstärke und Reizqualität auf die Richtung des Gefühlstones hervortreten. Diese Einflüsse lassen von vornherein annehmen, dass das psychophysische Gesetz hier nur innerhalb eines Gebietes von Reizstärken, das dem aufsteigenden Theil der Gefühlscurve (Fig. 141) angehört, eine annähernde Wahrheit beanspruchen kann. Auch bringt es der unbestimmtere, einer genauen quantitativen Messung unzugängliche Charakter der Gefühle mit sich, dass bei ihnen von einer exacten Nachweisung des Gesetzes selbst in den Grenzen, innerhalb deren die Erfahrung eine ungefähre Uebereinstimmung zu ergeben scheint, nicht die Rede sein kann.

Die Lehre vom Gefühl hat stets eines der dunkelsten Capitel der Psychologie gebildet. Obgleich wir uns hier zunächst nur mit dem sinnlichen Gefühl beschäftigen, so hängen doch die Ansichten über das letztere so innig mit dem allgemeinen Begriff des Gefühls zusammen, dass es gerechtfertigt sein wird, an

---

1) D. Bernoulli, Comment. Acad. scient. Petropolit. T. V. p. 177. Laplace, Théorie analytique des probabilités. Paris 1847. p. 187, 432. Vgl. auch Fechner, Psychophysik, I, S. 236, sowie oben S. 393.

2) Schon Bernoulli und Laplace bringen diesen Satz mathematisch in die logarithmische Form. Bezeichnen wir mit G die Gefühls-, mit R die Reizstärke, mit K und C Constanten, so ist innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Beziehungsgesetzes:

$$G = K \cdot \log R + C.$$

dieser Stelle die wichtigsten allgemeinen Hypothesen über die Natur der Gefühle kurz zu besprechen. Wir können im allgemeinen vier Hauptansichten unterscheiden, zwischen denen aber mannigfache Vermittelungen und Uebergänge vorkommen [1]).

Nach der ersten ist das Gefühl eine besondere Bethätigung der Erkenntnisskraft. Diese Ansicht ist vielleicht die ursprünglichste. Der Aristotelische Vergleich der Lust und des Schmerzes mit Bejahung und Verneinung, die Versuche der Stoiker, den Affect auf den Glauben an ein zukünftiges oder gegenwärtiges Glück oder Uebel zurückzuführen, weisen auf sie hin. In der neueren Zeit hat dieselbe einerseits in dem Empirismus Locke's und seiner Nachfolger, anderseits in der Leibniz'schen Philosophie ihre hauptsächlichste Vertretung gefunden. Nach Locke [2]) sind Lust und Schmerz einfache Vorstellungen, welche sich auf die verschiedenen Zustände der Seele beziehen: die letztere ist z. B. freudig gestimmt, wenn sie weiß, dass der Besitz eines Gutes erreicht oder dessen baldige Erreichung gesichert ist, traurig, wenn sie an den Verlust eines Gutes denkt, u. s. w. Die englischen Psychologen, wie James Mill [3]), Herbert Spencer [4]), Alexander Bain [5]), unter denen namentlich der letztere eine von feiner Beobachtungsgabe zeugende Naturgeschichte der Gefühle geliefert hat, vertreten im allgemeinen noch gegenwärtig den Locke-schen Standpunkt. Leibniz brachte das Gefühl mit seinen Versuchen den Begriff des unendlich Kleinen in die Philosophie einzuführen in Beziehung. Durch unendlich kleine Schmerzempfindungen, sagt er, genießen wir den Vortheil des Uebels ohne seine Beschwerden: der fortwährende Sieg über dieselben verschafft uns endlich eine volle Lustempfindung; dieser Ursprung aus unendlich kleinen Vorstellungen erklärt es zugleich, dass Lust und Unlust zu den dunkeln Vorstellungen gehören [6]). An diese Gedanken hat offenbar auch Hegel angeknüpft, indem er das Gefühl eine dunkle Erkenntniss nannte [7]). In Wolff's scholastischem Lehrgebäude ging der originelle Ausdruck, den Leibniz der erkenntnisstheoretischen Auffassung des Gefühls gegeben hatte, wieder verloren. Die Lust wurde von Wolff einfach als die intuitive Erkenntniss irgend einer wahren oder eingebildeten Vollkommenheit, die Unlust als das Gegentheil davon definirt [8]), und hierauf war dann auch seine Begriffsbestimmung der Affecte gegründet [9]). Diese Vorstellungen blieben in der Wolff'schen Schule maßgebend, bis Kant dem Gefühlsvermögen eine selbständige Stellung anwies, wodurch in der auf ihn folgenden Zeit diejenige Auffassung die herrschende wurde, die wir unten als die dritte werden kennen lernen. Nichtsdestoweniger beeinflusst die erkenntnisstheoretische Ansicht zum Theil auch noch die späteren Darstellungen.

1) Eine mehr ins Einzelne gehende Eintheilung, die aber in Bezug auf die Hauptgruppen mit der folgenden zusammenfällt, gibt Cesca, Vierteljahrsschr. f. wiss. Phil., X, S. 137 ff., eine kritische Uebersicht der psychologischen Theorien von Kant an bis auf die Neuzeit Bobtscheff, Die Gefühlslehre in ihren hauptsächlichsten Gestaltungen. Diss. Leipzig 1888.

2) Locke, Untersuchungen über den menschlichen Verstand, Buch II, Cap. XX.

3) Analysis of the phenomena of the human mind. 1829.

4) Principles of psychology. 2. edit. London 1870. Deutsche Ausg. 1882—86.

5) The emotions and the will. 2. edit. London 1865.

6) Leibniz, Nouveaux essais, II, 20, § 6. Opera phil. ed. Erdmann, p. 248.

7) Hegel, Encyklopädie, III, Werke, VII, 2, S. 165.

8) Wolff, Psychologia empirica, § 511, 518.

9) Ebend. § 603 sq.

So liegt schon, wenn KANT selbst das Vergnügen ein Gefühl der Beförderung, den Schmerz das eines Hindernisses des Lebens nennt[1]), der Gedanke an eine dunkle Erkenntniss nahe, da wir eben von der Thatsache, ob das Leben gefördert oder gehemmt werde, nur durch Erkenntniss etwas wissen können, und deutlicher noch ist diese Wendung vollzogen, wenn z. B. LOTZE die KANT'sche Definition so modificirt, dass er das Gefühl auf eine unbewusste Beurtheilung der geförderten oder gestörten Harmonie der Lebensfunctionen bezieht[2]). Hiermit verwandt ist die Ansicht vieler Psychologen von der Natur des Gemeingefühls, das meistens mit mehr oder weniger deutlichen Anklängen an LEIBNIZ' dunkle Perceptionen, bald als ein unmittelbares Bewusstsein unseres eigenen Bewegens und Befindens[3]), bald als die Summe einer Anzahl kleiner Empfindungen[4]), bald als ein Kampf unzähliger sich zum Bewusstsein drängender Empfindungen[5]) geschildert wird. Als eine der erkenntnisstheoretischen Ansicht zufallende Auffassung muss ich endlich diejenige bezeichnen, die ich selbst früher vertreten habe: nach ihr soll das Gefühl überall auf einem unbewussten Schlussverfahren beruhen, durch welches die durch Empfindungen oder Vorstellungen hervorgerufene Veränderung unseres inneren Zustandes als eine subjective bestimmt werde[6]). Speciell die sinnlichen Gefühle sind hiernach die subjectiven Complemente der einfachen Empfindungen: was wir an diesen auf äußere Reize beziehen, wird zur Empfindung, was wir auf eine Veränderung unseres eigenen Zustandes zurückführen, wird zum Gefühl; die ganze Unterscheidung gehört daher erst dem entwickelten Selbstbewusstsein an, für das ursprüngliche Bewusstsein sollen Empfindung und Gefühl untrennbar zusammenfallen. Gegen die erkenntnisstheoretische Ansicht überhaupt ist der entscheidende Einwand der, dass sie zuerst die objective Ursache der Gefühle aufsucht, um diese dann in das ursprüngliche Wesen des Gefühls zu verlegen. Wenn WOLFF z. B. die Lust eine intuitive Erkenntniss der Vollkommenheit nennt, so hat er zuerst das objectiv Angenehme als das Vollkommene bestimmt, was nebenbei bemerkt die weitere Verwechslung eines sinnlichen und ethischen Begriffs in sich schließt, worauf dann das Gefühl in irgend einer, wenn auch dunkeln, Erkenntniss dieses Begriffs bestehen soll. Dabei ist aber offenbar der wirkliche Vorgang umgekehrt, da das Gefühl sicherlich etwas viel ursprünglicheres ist als der Begriff des Angenehmen oder Unangenehmen. In jenen Modificationen der erkenntnisstheoretischen Ansicht, die das Gefühl aus einer

1) KANT, Anthropologie, S. 144.

2) LOTZE, Allgemeine Pathologie, S. 187 und Art. »Seele« in WAGNER's Handwörterb. III, 1. S. 191. Später hat LOTZE diese Rückbeziehung auf einen Actus unbewusster Intelligenz zurückgedrängt und nun einfach das Gefühl selbst als eine Förderung oder Störung durch den Reiz bestimmt. (Med. Psychologie S. 234.) Hierdurch nähert sich seine Anschauung einer Modification der KANT'schen Theorie, die W. HAMILTON vertritt (Lectures on Metaphysics, 5. edit., vol. II, p. 444 f.), und der in wieder etwas veränderter Gestalt auch LÉON DUMONT und ALFR. LEHMANN sich anschließen. (LÉON DUMONT, Vergnügen und Schmerz. Intern. wiss. Bibl. Leipzig 1876. A. LEHMANN, Die Hautgesetze des menschlichen Gefühlslebens. Leipzig 1892. S. 143 ff.)

3) GEORGE, Die fünf Sinne. Berlin 1846, S. 44 ff. und Lehrbuch der Psychologie. Berlin 1854, S. 231. Verwandt ist TRENDELENBURG's Lehre vom unmittelbaren Bewusstsein der Muskelbewegungen. (Logische Untersuchungen, 2. Aufl., I, S. 235 ff.)

4) LOTZE, Medicinische Psychologie, S. 281.

5) WAITZ, Grundlegung der Psychologie. Hamburg und Gotha 1846, S. 64 und Lehrbuch der Psychologie. Braunschweig 1849, § 9 und 10.

6) Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 1. Aufl. II. S. 38 ff.

Förderung und Hemmung der Lebensfunctionen u. dergl. ableiten, wird dasselbe ohne alle Rücksicht auf seine fundamentale psychologische Bedeutung und auf seine subjectiven Eigenschaften zu einem gewissermaßen zufälligen Nebeneffect irgend welcher physiologischen Nervenprocesse gemacht. So lange nicht gesagt ist, worin jene Förderung und Hemmung besteht, wie in den älteren Hypothesen[1]), tritt dieser Mangel weniger zu Tage, als wenn ernstlich der Versuch gemacht wird, an bekannte Thatsachen der Nervenphysiologie anzuknüpfen, wie in einigen neueren Theorien dieser Richtung. In diesem Falle geht dann aber zugleich diese erste in irgend eine Form der vierten Hauptansicht über. Die hierher gehörigen Theorien werden daher bei dieser zu besprechen sein.

Nach der zweiten Hauptansicht ist das Gefühl weder Empfindung noch Vorstellung noch eine aus Empfindungen und Vorstellungen geschöpfte Erkenntniss, sondern es beruht auf einer Wechselwirkung der Vorstellungen. Bezeichnet man mit Herbart die Empfindungen als elementare Vorstellungen, so entspringen demnach die Gefühle nicht aus den Vorstellungen selbst, sondern aus dem Verhältniss der Vorstellungen zu einander. Auch die Keime zu dieser Ansicht sind wohl uralt, indem gewisse ästhetische Gefühle, wie z. B. die an die Tonintervalle geknüpften, längst auf ein Verhältniss der Einzelvorstellungen zu einander zurückgeführt wurden[2]). Auf alle Formen des Gefühls hat aber erst Herbart[3]) die Theorie ausgedehnt. Er unterscheidet Gefühle, die an die Beschaffenheit des Gefühlten geknüpft sind, von solchen, die von der Gemüthslage abhängen. Zu den ersteren rechnet er die ästhetischen und die sinnlichen Gefühle, welche beide darauf beruhen sollen, dass sie sich aus Partialvorstellungen zusammensetzen, die sich aber nur bei den ästhetischen Gefühlen deutlich im Bewusstsein von einander sondern lassen, während sie bei den sinnlichen Gefühlen ungesondert bleiben. Aus der Gemüthslage dagegen entspringen die Affecte[4]). Indem Herbart einerseits den Einfluss, den die Bewegung der Vorstellungen im Bewusstsein auf die Gemüthsstimmung ausübt, und anderseits die Bedeutung, die bei der ästhetischen Wirkung gewissen Verhältnissen der Vorstellungen zu einander zukommt, hervorhob, hat er auf eine Seite der Gefühlsbedingungen hingewiesen, die in den bisherigen Theorien nicht gehörig beachtet war. Aber seine eigene Theorie musste nicht minder einseitig werden, da er dieses Moment zum einzigen Angelpunkt der Gefühle machte. Dies macht sich denn auch in der ungenügenden Erklärung zahlreicher Gefühlszustände geltend. Von den Affecten behauptet Herbart, sie seien bloß von der gegenseitigen Förderung oder Hemmung der Vorstellungen abhängig, nicht vom Inhalt des Vorgestellten. Eine unbefangene Beobachtung wird aber niemals zugeben, dass Freude und Trauer, Hoffnung und Furcht bloß formale Gefühle seien, bei denen der qualitative Inhalt unserer Vorstellungen nicht in Betracht komme. Bei den sinnlichen Gefühlen vollends hat Herbart die Entstehung aus einem Verhältniss von Partialvorstellungen willkürlich angenommen und sich mit der Behauptung, dieses Verhältniss gelange nicht zum Bewusstsein, der näheren Nachweisung entzogen. In letzterer

---

1) Ulrici, Leib und Seele. Leipzig 1866, S. 448.
2) Aristoteles de anima III, 2.
3) Lehrbuch zur Psychologie, und Psychologie als Wissenschaft. Herbart's Werke. V, VI.
4) A. a. O. VI, S. 110. Vgl. außerdem V, S. 369, 378, 394, 438.

Beziehung sind daher auch nicht alle Jünger HERBART's dem Meister treu geblieben, sondern einige Psychologen seiner Schule trennten das sinnliche Gefühl als »Ton der Empfindung« völlig von den eigentlichen Gefühlen[1]). Verwandt mit der Ansicht HERBART's ist die BENEKE's, nach der das Gefühl in dem unmittelbaren Sich-gegen-einander-messen der Seelenthätigkeiten bestehen soll. Auch hier wird das Gefühl von dem Inhalte der Empfindungen und Vorstellungen unterschieden und auf das Verhältniss derselben zu einander bezogen[2]). Beiden Theorien liegt die richtige Einsicht zu Grunde, dass die einzelne Empfindung und Vorstellung, insofern sie durch ihren Inhalt eine bestimmte Erkenntniss vermittelt, kein Motiv für ein Gefühl mit sich bringt; sie suchen daher dieses auf das äußere Verhältniss der Vorstellungen zu einander zurückzuführen. Aber warum dieses Verhältniss als Lust und Unlust oder in den verschiedenen Gegensätzen der ästhetischen Gefühle von uns aufgefasst werden müsse, dies wird nicht im geringsten klar. In der eigenthümlichen Form dieser Gegensätze liegt jedoch die bestimmte Hindeutung, dass zu dem objectiven Factor der Vorstellungen und ihrer Wechselwirkung ein zweiter subjectiver Factor hinzutreten müsse. Hier hängt die Schwäche der HERBART'schen Theorie unmittelbar mit seiner einseitigen Auffassung der Apperception zusammen, auf die wir später (in Abschnitt IV) zurückkommen werden.

Von der Einsicht in die Wichtigkeit jenes subjectiven Factors für das Gefühl wird nun die dritte Hauptansicht wesentlich getragen. Sie drückt dies so aus, dass sie das Gefühl als den Zustand bezeichnet, in den die Seele durch ihre Empfindungen und Vorstellungen versetzt werde. Das Gefühl ist ihr daher die subjective Ergänzung der objectiven Empfindungen und Vorstellungen. Sobald in dem Gefühl nicht bloß ein Zustand der Seele, sondern zugleich die Auffassung dieses Zustandes als eines subjectiven gesehen wird, so liegt darin außerdem eine Verbindung mit der ersten Hauptansicht, da eine solche Auffassung immer eine, wenn auch dunkle, Erkenntniss voraussetzt; im letzteren Fall würde das Gefühl nur im entwickelten Selbstbewusstsein möglich sein. Auch die Grundlagen zu dieser Theorie finden sich schon bei PLATO und ARISTOTELES; aber in der älteren Psychologie vermengt sie sich fortwährend mit der erkenntnisstheoretischen Ansicht. KANT, der in seiner Kritik die objectiven und subjectiven Elemente des Erkennens schärfer als früher zu sondern versuchte, hat denn auch die rein subjective Bedeutung des Gefühls entschiedener betont, und seine Auffassung ist bei den nicht zur HERBART'schen Schule gehörigen Psychologen, darunter auch bei einzelnen, die ihr sonst nahe stehen, zur herrschenden geworden. Aber diese Theorie greift auf die metaphysische Substanz der Seele bei einem Punkt der Untersuchung zurück, wo hierzu weder der Anlass geboten noch auch wegen der sonstigen Vorbedingungen für die Bestimmung jenes Begriffs schon Raum ist. Will man sich nun auf das beschränken, was erfahrungsmäßig dem subjectiven Bestimmtsein durch die objectiven Empfindungen und Vorstellungen zu Grunde liegt, so bleibt wieder nur das Selbstbewusstsein. Darnach würde das Gefühl als diejenige Seite der Vorstellung zu definiren sein, die das Selbstbewusstsein auf den

1) W. F. VOLKMANN, Lehrbuch der Psychologie. 2. Aufl. Cöthen 1875, S. 236. NAHLOWSKY, Das Gefühlsleben, S. 27.

2) BENEKE, Psychologische Skizzen, I. Göttingen 1825, S. 31. Lehrbuch der Psychologie. 3. Aufl. Berlin 1861, S. 170.

eigenen Zustand des vorstellenden Subjects bezieht. Da in solcher Beziehung ein Erkenntnissact liegt, so wird nach dieser Anschauung das Gefühl zugleich Product einer dunkeln oder unbewussten Erkenntniss[1]). Aber dem widerstreitet, wie schon oben bemerkt, die Thatsache, dass das Gefühl zu den ursprünglichen innern Erfahrungen gehört, während das Selbstbewusstsein verhältnissmäßig spät sich entwickelt, und mit Recht hat A. Horwicz hervorgehoben, dass im Gegentheil das Gefühl auf die Ausbildung des Bewusstseins höchst wahrscheinlich von bestimmendem Einflusse sei[2]). Horwicz selbst glaubt darum das gewöhnlich angenommene Verhältniss geradezu umkehren zu sollen[3]). Er sieht die Gefühle als selbständige, und zwar als die ursprünglichsten inneren Zustände an, aus denen sich erst die Empfindungen und Vorstellungen entwickelten. Diese Ansicht beruht, wie ich glaube, darauf, dass Horwicz unter Empfindung nur die gefühlsfreie oder relativ gefühlsarme Empfindung, unter Gefühl aber die gefühlsstarke Empfindung versteht. Die empirischen Beweise, die er für das Vorausgehen der Gefühle beibringt, sind übrigens ebenso bestreitbar wie seine Folgerungen aus gewissen physiologischen Sätzen[4]). So behauptet er namentlich, bei heftigen Reizen, z. B. bei der Verbrennung der Haut durch schmelzendes Siegellack, gehe das Schmerzgefühl deutlich der Tastempfindung voraus. Ganz im Gegensatz zu dieser Angabe ist schon von E. H. Weber bemerkt worden, dass bei starken Temperaturreizen die Schmerzempfindung sehr spät eintritt, so dass sie der Tastempfindung erst nach einer verhältnissmäßig langen Zwischenzeit nachfolgt, und das ähnliche hat Beau auch bei starken Druckreizen beobachtet[5]). Diese Erscheinungen hängen offenbar mit den früher aus analogen Thatsachen gefolgerten Leitungsverschiedenheiten der Nervensubstanz in Bezug auf Tast- und Schmerzreize zusammen[6]). Wie man aber auch sonst über dieselben denken mag, ob man sie auf besondere Tast- und Schmerzfasern der Nerven oder, wie wir es früher versucht haben, auf die allgemeinen Eigenschaften der Leitung in der grauen Substanz zurückführt, für die Frage der Selbständigkeit der Gefühle ist ein solcher Zeitunterschied zwischen Schmerz- und Tastempfindung, ebenso wie die im Zustand der sogen. Analgesie stattfindende Aufhebung der ersteren bei fortbestehender Tastempfindung, schon deshalb bedeutungslos, weil auch der Schmerz Empfindung und Gefühl zugleich ist. Er ist eine gefühlsstarke Empfindung, aber keineswegs ein empfindungsfreies Gefühl. Wir localisiren z. B. den Schmerz, fassen ihn also, wie andere Empfindungen, als Element einer räumlichen Wahrnehmung auf, u. dergl.[7]).

Als eine vierte Hauptansicht lässt sich endlich jene betrachten, die

1) Die hier angedeutete Modification der dritten Hauptansicht ist es, die ich selbst in der 1. Aufl. meiner »Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele« der Erörterung der Gefühle zu Grunde gelegt habe.

2) A. Horwicz, Psychologische Analysen auf physiologischer Grundlage, I. Halle 1872, S. 231 ff.

3) Psychologische Analysen, II, 2. Magdeburg 1878.

4) Vgl. meine Kritik dieser Theorie in Vierteljahrsschrift f. wiss. Philosophie, III, S. 129, 308 und 342.

5) E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, Handwörterb. der Physiol., III, 2. S. 569 ff. Ueber Beau siehe ebend. S. 566.

6) Vgl. oben Cap. IV, S. 110 f. und Cap. IX, S. 437.

7) Vgl. zu dieser Frage noch Richet, Recherches expér. et cliniques sur la sensibilité. Paris 1877, p. 290, und Höffding, Psychologie. Deutsche Ausg. Leipzig 1887, S. 280 ff. 2. Aufl. 1893, S. 306 ff.

das Gefühl auf eine bestimmte physische Nebenwirkung der Empfindungsreize zurückführt. Da übrigens von den Anhängern dieser Theorie zugestanden wird, dass das Gefühl als solches ein eigenthümlicher Bewusstseinszustand sei, so verbindet oder berührt sich diese in der Regel zugleich mit irgend einer der vorangegangenen Theorien. Sie selbst ist wieder in drei Modificationen aufgetreten. Nach der ersten ist das Gefühl eine Empfindungsqualität, und zwar die allgemeinste, weil sie an jede Art von Reizung sensibler Nerven, an die einen mehr an die andern weniger gebunden sei. Doch gelten besonders die Nerven der Haut und der an den Gemeinempfindungen betheiligten inneren Organe als die Träger dieser Gefühlsqualität, die in ihren intensivsten Formen als Schmerz, in ihren schwächeren als Lust erscheine[1]). Unverkennbar ist diese Auffassung der Reflex der in der Physiologie namentlich durch JOH. MÜLLER und E. H. WEBER zur Aufnahme gelangten Lehre vom Gemeingefühl[2]). Nach ihr betrachtet man das Gemeingefühl als die allgemeinste Form des Empfindens, die durch alle mit Empfindungsnerven versehenen Theile vermittelt werde, während nur gewisse Sinnesnerven nebenbei zur Erzeugung specifischer Sinnesempfindungen geeignet seien. Dass bei dieser Lehre und ebenso bei der aus ihr hervorgegangenen Theorie des Gefühls überhaupt die früher erwähnte Vermengung der Begriffe Empfindung und Gefühl und nebenbei noch die ältere Bedeutung des Wortes »Gefühl« in der Sprache, nach der Fühlen und Tasten identisch sind, eine gewisse Rolle spielt, ist augenfällig. Durch die exactere Scheidung dieser Begriffe, die in der neueren Psychologie eingetreten ist und allmählich, freilich langsam genug, auch auf die Physiologie hinüberwirkt, ist diese Auffassung von selbst unhaltbar geworden, so dass, wo überhaupt noch eine rein physiologische Theorie versucht wird, dies in einer der folgenden Modificationen zu geschehen pflegt. Unter ihnen trägt die zweite der Trennung von Empfindung und Gefühl dadurch Rechnung, dass sie das Gefühl auf einen specifischen Nervenprocess zurückführt, der die Intensität und Qualität des Erregungsvorganges begleiten soll[3]). Offenbar ist hierbei der Gedanke bestimmend gewesen, dass das sinnliche Gefühl ein ebenso nothwendiger, wenn auch in seiner Stärke wechselnder Bestandtheil der Empfindung sei wie die Intensität und Qualität. Hieraus schließt man dann nach Analogie, dass, wie diesen beiden Empfindungselementen bestimmte Eigenschaften der Reizbewegung entsprechen müssten, so das nämliche auch für den Gefühlston gelte. Empirisch sollen für diese Annahme namentlich jene Erfahrungen eintreten, die für eine Verminderung oder Aufhebung des Gefühlstones in Fällen zu sprechen scheinen, in denen die übrigen Eigenschaften der Empfindung erhalten blieben. Es handelt sich hierbei um die im vorigen Abschnitte erörterten Erscheinungen der Analgesie (S. 111). Nun haben wir dort gesehen, dass die Zurückführung dieser Erscheinungen auf die Functionsunterbrechung specifischer Nervenfasern eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich hat. Das nämliche gilt aber für die Annahme, dass die Schmerzqualität oder das den Schmerz begleitende Unlustgefühl nicht an besondere Elemente,

1) DOMRICH, Die psychischen Zustände. Jena 1849, S. 163. HAGEN, Psychologische Untersuchungen. Braunschweig 1842, S. 59.

2) JOH. MÜLLER, Handbuch der Physiologie, II. Coblenz 1840, S. 275. E. H. WEBER, Tastsinn und Gemeingefühl, Handwörterbuch der Physiol. III, 2. S. 562.

3) LOTZE, Medicinische Psychologie, S. 233. OSW. KÜLPE, Vierteljahrsschr. f. wiss. Philosophie, XI, S. 424, XII, S. 50 ff.

sondern an eine eigenthümliche, in gewissem Grade isolirbare Eigenschaft der Nervenelemente überhaupt gebunden sei. Vielmehr weisen gerade die Erscheinungen der so genannten Analgesie auf centrale Bedingungen verwickelterer Art hin. Dazu kommt noch, dass, wie oben ausgeführt, die physischen Begleiterscheinungen des Gefühls ohne eine umfangreiche Mitbetheiligung des Centralorgans, die auf die Centren der Athmung, der Blutgefäßinnervation, des Herzens herübergreift, nicht erklärlich sind. Damit werden wir von selbst zu der dritten Modification der physiologischen Theorie hingeführt. Sie betrachtet das Gefühl als eine an bestimmte centrale Gehirnvorgänge gebundene Bewusstseinsqualität. Ursprünglich ist diese Ansicht von der Beobachtung der äußerlich sichtbaren physiologischen Wirkungen der Gefühle und Affecte, der Ausdrucksbewegungen, ausgegangen. Die einfachste Art, wie diese für die Gewinnung einer rein physiologischen Theorie der Gefühle verwerthbar zu sein schienen, war die, dass man das von der spiritualistischen Psychologie in der Regel angenommene Causalverhältniss zwischen den Gefühlen und ihrem Ausdruck in Affect- und Triebbewegungen einfach umkehrte: irgend ein Sinnesreiz, sagte man, veranlasst durch eine centrale Reflexwirkung äußere Bewegungen, die von seiner Qualität und Intensität abhängig sind, diese Bewegungen verursachen aber Empfindungen in den Muskeln und in den andern am Gemeingefühl betheiligten Organen, und diese Empfindungen sind es nun, denen wir je nach ihrer Beschaffenheit den Charakter von Lust- oder Unlustgefühlen beilegen. »Wir weinen nicht«, wie W. JAMES sagt, »weil wir traurig sind, sondern wir sind traurig, weil wir weinen«[1]. Neben den Wirkungen auf die mimischen Muskeln legte man hierbei auf die Veränderungen der Athmungs- und Herzbewegungen sowie der Gefäßinnervation großes Gewicht. Speciell auf die letzteren, auf die vasomotorischen Wirkungen der Reize suchte namentlich C. LANGE[2] alle Gefühle und Gemüthsbewegungen zurückzuführen. Die Verwandtschaft dieser Anschauungen mit der in der Lehre vom Gemeingefühl zum Ausdruck kommenden ersten Form der physiologischen Theorie springt in die Augen: auch hier sind es schließlich bestimmte Empfindungen der Muskeln, der Haut und einiger verwandter Empfindungsgebiete, die an und für sich, als eine nicht weiter zu erklärende Eigenthümlichkeit ihrer Qualität, den Lust- oder Unlustcharakter haben sollen. Der einzige Unterschied liegt darin, dass man auf den centralen Ursprung dieser Empfindungen besonderen Werth legt. In dieser Betonung des, wenn auch nur indirect angenommenen, centralen Ursprungs der Gefühle liegt nun aber zugleich der Keim zu weiteren Umgestaltungen dieser Anschauung, die gegenüber den bis dahin betrachteten physiologischen Hypothesen einen gewissen Fortschritt bezeichnen. Sobald man nämlich nicht mehr auf die peripherischen Effecte der vasomotorischen oder sonstigen centralen Innervationswirkungen, sondern auf die centrale Beschaffenheit derselben den Hauptwerth legt, so liegt es nahe, dass man nun auch der specifischen Eigenthümlichkeit des Gefühls im Unterschiede von der Empfindung gerecht zu werden und insbesondere den Lust- oder Unlustcharakter desselben auf gegensätzliche centrale Innervationswirkungen zurückzuführen sucht, zu denen dann die äußeren Effecte auf Puls, Athmung und Blutgefäße sich nur

1) W. JAMES, Mind 1884, p. 188. Psychology 1890. II, p. 442 ff.

2) C. LANGE, Ueber Gemüthsbewegungen. Deutsch von H. KURELLA, Leipzig 1887. Vgl. dazu meine kritischen Bemerkungen, Phil. Stud. VI, S. 349 ff.

als begleitende, symptomatisch werthvolle, nicht aber selbst schon das Gefühl erklärende Erscheinungen verhalten. Diesen Standpunkt nimmt zum Theil schon LÉON DUMONT, namentlich aber ALFR. LEHMANN ein[1]). Unlustgefühle sollen stets ein Symptom dafür sein, dass die Empfindung von einer Destruction der peripherischen Organe oder von verderblichen Einwirkungen auf die Nervenleitung begleitet sei; Lust dagegen sei nur dann vorhanden, wenn das Sinnesorgan nicht überangestrengt werde. Die Gefühle werden daher gewissermaßen als centrale Signale für das Wohl- oder Uebelergehen des psychophysischen Organismus aufgefasst. Damit kehrt diese Auffassung im wesentlichen zu der vorhin erwähnten zweiten Form der physiologischen Theorie zurück. Sie unterscheidet sich aber von ihr durch die bestimmtere Betonung des centralen Sitzes der dem Gefühl zu Grunde liegenden physiologischen Veränderungen. Ins Psychologische übersetzt fallen alle diese Ansichten offenbar mit jener Form der oben an erster Stelle genannten logischen Theorie zusammen, nach der Lust und Unlust in einer dunklen Erkenntniss des Nützlichen oder Schädlichen ihre Quelle haben. Eine eigenthümliche, freilich auf sehr hypothetischer Grundlage errichtete Umformung hat endlich noch TH. MEYNERT der centralen Theorie der Gefühle gegeben, von der hier als das wesentliche nur dies hervorgehoben sein mag, dass nach MEYNERT die functionelle Gehirnhyperämie, welche die gesteigerte Function des Organs begleitet, unmittelbar als Glücksgefühl, die die Verengung der Hirngefäße begleitende Anämie aber als traurige Stimmung empfunden werden soll[2]). Wenn hier angenommen wird, dass die centralen Elemente ihren eigenen Ernährungszustand empfinden, so ist damit vielleicht nur zu einem deutlicheren Ausdruck gebracht, was in den übrigen physiologischen Theorien stillschweigend vorausgesetzt war. Aber es braucht nach der vorangegangenen Analyse der Bedingungen der Gefühle kaum noch darauf hingewiesen zu werden, dass diese ebenso wenig wie die andern Formen der physiologischen Ansicht im Stande ist, über alle die Bedingungen der Empfindung Rechenschaft zu geben, die psychologisch in dem Zusammenhang mit dem gesammten Bewusstseinszustand, insbesondere mit den Vorerlebnissen desselben ihren Ausdruck finden. Trotzdem hat die physiologische Auffassung den einseitig psychologischen Theorien der Gefühle gegenüber das Verdienst, auf die niemals fehlenden physischen Grundlagen der Gefühlsvorgänge hinzuweisen. Selbst der paradoxen und völlig unhaltbaren Umkehrung der von der spiritualistischen Psychologie angenommenen Causalität der Gefühle lässt sich wenigstens das relative Verdienst nicht absprechen, dass sie die verstärkende Wirkung hervorhebt, welche den die Ausdrucksbewegungen begleitenden gefühlsstarken Empfindungen für die complexen Gefühle zukommt, wenn auch freilich lange vor dem Auftreten der Theorien eines W. JAMES, C. LANGE u. A. diese Wirkung der Ausdrucksbewegungen bekannt gewesen ist[3]). Auch diejenigen Modificationen der physiologischen Theorie aber, die sich nicht einer einfachen Umkehrung der spiritualistischen Causalerklärung schuldig machen, leiden daran, dass von ihnen entweder ganz allgemein die Nervenprocesse oder unmittelbare Nebeneigenschaften der centralen Sinneserregungen zu Trägern seelischer Zustände gemacht

1) L. DUMONT, Vergnügen und Schmerz. Intern. wiss. Bibl. 1876. LEHMANN, Die Hauptgesetze des Gefühlslebens. Leipzig 1892, S. 143 ff.
2) TH. MEYNERT, Klinische Vorlesungen über Psychiatrie. Wien 1890, S. 6 ff.
3) Vgl. eine Stelle aus LESSING »In meinen Essays«, S. 234.

werden, die nach ihrer psychologischen Natur uns nöthigen, als die physiologischen Substrate der Gefühle die nämlichen Centraltheile in Anspruch zu nehmen, die wir für die centrale Beherrschung der Willensfunctionen voraussetzen. Die oben entwickelte Theorie hat diesen Anforderungen zu entsprechen gesucht, indem sie psychologisch die Gefühle mit dem Process der Apperception, physiologisch mit den Functionen des auch aus andern Gründen hypothetisch anzunehmenden Apperceptionscentrums in Beziehung brachte. Natürlich können dann eine Menge physiologischer Wirkungen, die, wie die vasomotorischen, die Ausdrucksbewegungen, von manchen Vertretern der physiologischen Theorie als die primären angesehen wurden, nur noch als secundäre, aus den vielseitigen Verbindungen des Apperceptionscentrums sich erklärende Erscheinungen betrachtet werden, die jedoch immerhin dem ursprünglichen Vorgang auch weitere psychische Componenten hinzufügen können.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


COUNTWAY LIBRARY
HC 26JB 0

